

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

JEAN MARLON FREITAG KRAMER

ASPECTOS DA FRAGMENTAÇÃO E HOMOGENEIZAÇÃO BIÓTICA DE  
COMUNIDADES VEGETAIS EM FLORESTAS TROPICAIS

CURITIBA

2019

JEAN MARLON FREITAG KRAMER

ASPECTOS DA FRAGMENTAÇÃO E HOMOGENEIZAÇÃO BIÓTICA DE  
COMUNIDADES VEGETAIS EM FLORESTAS TROPICAIS

Dissertação apresentada como requisito parcial à  
obtenção do grau de Mestre em Botânica, no Curso de  
Pós-Graduação em Botânica, Setor de Ciências  
Biológicas, da Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Victor Pereira Zwiener

Coorientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Carina Kozera

CURITIBA

2019

Universidade Federal do Paraná. Sistema de Bibliotecas.  
Biblioteca de Ciências Biológicas.  
(Giana Mara Seniski Silva – CRB/9 1406)

Kramer, Jean Marlon Freitag

Aspectos da fragmentação e homogeneização biótica de comunidades vegetais em florestas tropicais. / Jean Marlon Freitag Kramer. – Curitiba, 2019.

107 p.: il.

Orientador: Victor Pereira Zwiener

Coorientadora: Carina Kozera

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Botânica.

1. Florestas tropicais 2. Paisagens fragmentadas 3. Biodiversidade I. Título II. Zwiener, Victor Pereira - 1982 III. Kozera, Carina IV. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Botânica.

CDD (20. ed.) 577.3



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

Setor de Ciências Biológicas  
Programa de Pós-Graduação em Botânica



**“Aspectos da fragmentação e homogeneização biótica de comunidades vegetais  
em florestas tropicais”**

por

Jean Marlon Freitag Kramer

Dissertação aprovada como requisito parcial  
para obtenção do grau de Mestre no Programa  
de Pós-Graduação em Botânica, pela Comissão  
formada pelos doutores

Dr. Victor Pereira Zwiener

Dr. André Andrian Padial

Dr. Jean Ricardo Simões Vitule

Palotina, 16 de agosto de 2019.

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço primeiramente a Deus e a minha mãe, cujo apoio independentemente da situação e força de vontade sempre me motivam em seguir em frente e ir atrás dos meus objetivos, além de ser uma constante fonte de inspiração, admiração, carinho e amor.

Ao meu orientador Prof. Dr. Victor Pereira Zwiener, por ter se mostrado como um grande amigo durante as experiências e vivências do mestrado, por ter me ensinado e induzido a importância da estatística perante a estocasticidade da natureza e por me fazer gostar e mostrar as maravilhas do mundo da ecologia, me transformando assim em um botânico com espírito de ecólogo. Muito obrigado por impulsionar minha evolução durante o mestrado e servir como fonte de inspiração e admiração.

A minha melhor amiga e botânica, também com coração de ecóloga, Ms. Jhébica Letícia Bald, que há anos vamos se acompanhando compartilhando ideias e momentos sempre visando sempre o crescimento mútuo. Meu muito obrigado por toda ajuda já prestada e companheirismo de mais de uma década.

A minha amiga e coorientadora Profa. Dra. Carina Kozera, por toda ajuda e auxílios de longa data já prestados, desde a época da graduação e ultimamente durante o mestrado. Sua competência aliada ao seu jeito leve e amável de levar a vida a tornam um exemplo a ser seguido.

A minha namorada e parceira Evelange Hoffmann, por servir como morada amorosa e espiritual em vários momentos, sem falar de todo carinho, compaixão e amor compartilhados semanalmente.

Ao professor Dr. Vagner Gularte Cortez pelos auxílios e esclarecimentos de dúvidas sempre que necessárias desde a época da graduação.

Aos amigos e aspirantes a biólogos Arthur Justino Guanaes dos Santos e Lucas Alcir de Oliveira pela ajuda durante os campos e companheirismo além da universidade.

Aos membros da banca Prof. Dr. André Andrian Padial e Prof. Dr. Jean Ricardo Simões Vitule pela disponibilidade, contribuições e sugestões oferecidas a este trabalho.

Aos meus grandes amigos e parceiros de Rio Azul, pelos incríveis momentos vivenciados neste lugar que eu guardo no coração.



Ao Museu Botânico Municipal de Curitiba pelo auxílio com as identificações botânicas.

Aos docentes e discentes do Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal do Paraná pelas vivências e ensinamentos transmitidos durante esta jornada.

Ao Laboratório de Ecologia Vegetal (LEV) da Universidade Federal do Paraná e seus respectivos docentes e discentes pelos ensinamentos compartilhados.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela bolsa concedida durante o desenvolvimento da pesquisa.

A Universidade Federal do Paraná pelo suporte e oportunidade.

Por fim agradeço a todos que de algum modo contribuíram direta ou indiretamente para realização deste trabalho.

*“No one is dumb who is curious. The people who don't ask questions remain clueless throughout their lives”*

Neil deGrasse Tyson

## RESUMO

As florestas tropicais mantêm mais da metade da biodiversidade terrestre mundial. No entanto, vêm enfrentando intensas taxas de perda e fragmentação de habitats. O efeito de borda é uma das consequências mais prejudiciais do processo de fragmentação, podendo provocar uma simplificação taxonômica e funcional entre as comunidades, conduzindo à homogeneização biótica. Dada a importância do efeito de borda e da homogeneização biótica em florestas tropicais, esta dissertação buscou sintetizar o atual conhecimento a respeito destes dois processos na comunidade de plantas em florestas tropicais, com uma revisão sistematizada em florestas tropicais de todo mundo e um estudo de caso com dados empíricos na Mata Atlântica. No primeiro capítulo foi realizada uma revisão da literatura e empregado a abordagem cientométrica para extrair informações das publicações selecionadas. O Brasil foi o país que se destacou com o maior número de publicações. Foi observado uma tendência cada vez maior e mais frequente de homogeneização em florestas tropicais em todo mundo. A homogeneização taxonômica foi o tipo mais frequente. No segundo capítulo foram investigados em um estudo de campo os efeitos da fragmentação, formação de bordas na diversidade de espécies arbustivas e herbáceas em fragmentos de Mata Atlântica no sul do Brasil. A amostragem foi realizada com parcelas instaladas na borda e no interior dos fragmentos. A diversidade beta foi dividida em componentes de turnover e nestedness. Os resultados revelaram diferenças na composição de espécies entre os fragmentos e locais (borda e interior de cada fragmento). A riqueza de espécies foi maior no interior e o turnover foi o componente mais representativo da partição da diversidade beta. Dando suporte a padrões de homogeneização, a maioria das espécies amostradas são amplamente distribuídas pelo território brasileiro. No entanto, em escalas locais ocorreu um processo de diferenciação entre os fragmentos e locais. De uma forma geral os resultados demonstram que a variação da diversidade beta em paisagens tropicais modificadas pelo homem deve ser explicitamente ligada à escala espacial na qual os padrões são avaliados, dado que as diferenças entre escalas espaço-temporais podem indicar processos de homogeneização ou diferenciação de comunidades.

**Palavras-chaves:** efeito de borda, homogeneização, paisagens tropicais modificadas pelo homem, diversidade beta, escala espacial.



## ABSTRACT

Tropical forests maintain more than half of the world terrestrial biodiversity. However, have been experiencing intense rates of habitat loss and fragmentation. Edge formation is one of the most detrimental consequences of fragmentation process, inducing to taxonomic and functional simplification among communities, leading to biotic homogenization. Given the importance of edge effect and biotic homogenization in tropical forests, this dissertation aimed to synthesize the current knowledge about these two processes on plant community in tropical forests, with a systematic review in tropical forests worldwide and a case study with empirical data in the Atlantic Forest. In the first chapter a literature review was performed and scientometric approach was used to extract information from selected publications. Brazil was the country that stood out with the largest number of publications. We observed an increasing and more frequent trend of homogenization in tropical forests worldwide. Taxonomic homogenization was the most frequent type. In the second chapter were investigated in a field study the effects of fragmentation and edge formation on diversity of shrub and herbaceous species in Atlantic Forest fragments at southern Brazil. Sampling was performed with plots installed on edge and interior of the fragments. Beta diversity was partitioned into turnover and nestedness components. Our results revealed differences in species composition among fragments and sites (edge and interior of each fragment). Species richness was higher in the interior and turnover was the most representative component of beta diversity partition. According to homogenization patterns, mostly of sampled species are widely distributed throughout Brazilian territory. However, at local scales, there was a differentiation process among fragments and sites. In general, our results demonstrate that beta diversity variation in human modified tropical landscapes should be explicitly linked with spatial scale in which patterns are evaluated, given that differences across spatio-temporal scales can indicate homogenization or differentiation processes of communities.

**Keywords:** edge effect, homogenization, human modified tropical landscape, beta diversity, spatial scale.

## SUMÁRIO

|   |    |
|---|----|
| 1. INTRODUÇÃO GERAL .....   | 12 |
| 2. <b>CAPÍTULO I: EFEITO DE BORDA NA COMUNIDADE DE PLANTAS EM FLORESTAS TROPICAIS: UMA PERSPECTIVA SOBRE HOMOGENEIZAÇÃO BIÓTICA</b> ..... | 16 |
| 2.1 Resumo .....  | 17 |
| 2.2 Abstract .....  | 18 |
| 2.3 Introdução .....  | 19 |
| 2.4 Material e métodos .....  | 22 |
| 2.5 Resultados .....  | 26 |
| 2.6 Discussão .....   | 33 |
| 2.7 Agradecimentos .....  | 38 |
| 2.8 Referências bibliográficas .....  | 38 |
| 3. <b>CAPÍTULO II: EFFECTS OF FRAGMENTATION AND BIOTIC HOMOGENIZATION ON UNDERSTORY PLANT COMMUNITIES IN THE ATLANTIC FOREST</b> .....    | 50 |
| 3.1 Abstract .....  | 51 |
| 3.2 Resumo .....  | 52 |
| 3.3 Introduction .....  | 53 |
| 3.4 Methods .....   | 57 |
| 3.4.1 Study sites .....   | 57 |
| 3.4.2 Sampling design .....   | 58 |
| 3.4.3 Data analysis .....   | 59 |
| 3.5 Results .....   | 61 |
| 3.5.1 Community composition and structure .....   | 61 |
| 3.5.2 Richness, beta diversity partitioning and species distribution .....  | 65 |
| 3.6 Discussion .....  | 67 |
| 3.6.1 Community composition and structure .....   | 68 |
| 3.6.2 Richness, beta diversity partitioning and species distribution .....  | 69 |
| 3.7 Acknowledgments .....   | 72 |
| 3.8 Literature cited .....  | 73 |
| 4. <b>CONCLUSÃO</b> .....   | 89 |
| 5. <b>REFERÊNCIAS</b> .....   | 90 |

|  |     |
|--|-----|
| 6. APÊNDICES .....   | 95  |
| 7. ANEXO 1 – INSTRUÇÃO PARA AUTORES E NORMAS DE FORMATAÇÃO<br>DA REVISTA PLANT ECOLOGY ..... | 97  |
| 8. ANEXO 2 – INSTRUÇÃO PARA AUTORES E NORMAS DE FORMATAÇÃO<br>DA REVISTA BIOTROPICA .....    | 101 |

## INTRODUÇÃO GERAL

As florestas tropicais estão entre os ecossistemas mais diversos da Terra e ao mesmo também entre os mais ameaçados (MALHI et al., 2014; LEWIS et al., 2015). Estas florestas mantêm mais de 50% de toda biodiversidade global e desempenham um papel importante na regulação do clima e da produtividade terrestre, além de oferecem uma vasta gama de serviços ecossistêmicos (MALHI et al., 2014; BROCKERHOFF et al., 2017). Entretanto, estão expostas a massivas atividades humanas, como a perda e fragmentação de habitats, sendo estas consideradas as principais ameaças para as florestas tropicais, desencadeando mudanças na estrutura, composição e diversidade de espécies (HADDAD et al., 2015; WILSON et al., 2016; BARLOW et al., 2018; TAUBERT et al., 2018). Acredita-se que mais de 50% da cobertura original destas florestas tenham sido convertidas em terras agrícolas ou outros usos humanos, resultando na divisão da biodiversidade entre os fragmentos restantes nestas paisagens tropicais modificadas pelo homem (MELO et al., 2013; LAURANCE et al., 2014; SFAIR et al., 2016; FARAH et al., 2017).

Com a fragmentação, o habitat passa a ser dividido em fragmentos menores, mais isolados e são criadas mais bordas na paisagem, sendo esta uma das consequências mais prejudiciais do processo de fragmentação (FAHRIG, 2003; HARPER et al., 2005; HADDAD et al., 2015). As bordas apresentam uma série de alterações abióticas em relação ao interior florestal, sendo caracterizadas por uma maior incidência luminosa, maior temperatura do ar e do solo, menor taxa de umidade e aumento da intensidade dos ventos, sendo tais mudanças responsáveis pelo efeito de borda (MURCIA, 1995; OOSTERHOORN & KAPPELLE, 2000; HARPER et al., 2005; MAGNAGO et al., 2015). A formação de bordas pode promover mudanças na estrutura das comunidades e na dinâmica florestal, além de levar a redução na riqueza de espécies (FAHRIG, 2003; TABARELLI et al., 2012; BENCHIMOL & PERES, 2015; MAGNAGO et al., 2015). Essas mudanças podem induzir a uma simplificação taxonômica e funcional, conduzindo ao fenômeno de homogeneização biótica ao longo das bordas florestais (MCKINNEY & LOCKWOOD, 1999; LÔBO et al., 2011; TABARELLI et al., 2012).

A homogeneização biótica pode ser definida como um processo aonde espécies endêmicas e especialistas são gradualmente substituídas por espécies generalistas amplamente distribuídas e adaptadas a distúrbios, diminuindo a

diversidade beta no tempo e no espaço (MCKINNEY & LOCKWOOD, 1999; (OLDEN & POFF, 2003; OLDEN & ROONEY, 2006). Essa substituição de espécies pode ser impulsionada pela invasão de espécies não nativas e aumento da distribuição geográfica de espécies nativas generalistas (OLDEN & POFF, 2003; CLAVERO & GARCIA-BRETHOU, 2006; TABARELLI et al., 2012; MCCUNE & VELLEND, 2013). Atualmente, são mais conhecidas e diferenciadas três formas de homogeneização: homogeneização taxonômica, funcional e genética (OLDEN et al., 2004). A homogeneização taxonômica tem sido documentada como um aumento na similaridade da composição de espécies em um conjunto de comunidades ao longo do tempo, normalmente caracterizada pela substituição de espécies nativas por não-nativas (MCKINNEY & LOCKWOOD, 1999; OLDEN et al., 2004; OLDEN & ROONEY, 2006). Já a homogeneização funcional pode ser definida como um aumento na similaridade funcional das comunidades ao longo do tempo, com o estabelecimento de espécies com funções semelhantes no ecossistema e perda de espécies que desempenham funções únicas (MCKINNEY & LOCKWOOD, 1999; OLDEN et al., 2004). E a homogeneização genética tem sido usada para se referir ao aumento na similaridade de genes ou do pool genético ao longo do tempo, resultante da hibridização intra e interespecífica, reduzindo a variabilidade genética dentro de uma espécie ou entre populações (OLDEN et al., 2004; DAR & RESHI, 2014). O processo de homogeneização tem sido relatado para diversos grupos taxonômicos e ecossistemas de todo o globo (CLAVERO & GARCIA-BRETHOU, 2006; BAISER et al., 2012; SOLAR et al., 2015; GOSSNER et al., 2016; OLDEN et al., 2018; ZWIENER et al., 2018). A perda ou substituição de espécies ocorre ao longo do tempo em escalas locais, regionais e entre diferentes locais, sendo as métricas de diversidade beta a forma mais comum de quantificar o processo de homogeneização (OLDEN & ROONEY, 2006; SOCOLAR et al., 2016; OLDEN et al., 2018).

As paisagens tropicais modificadas pelo homem podem experimentar dois possíveis caminhos em relação as alterações nos níveis de similaridade, composição e diversidade de espécies (OLDEN & ROONEY, 2006; CLAVERO & GARCIA-BRETHOU, 2006; LAURANCE et al., 2007). Primeiramente, pode ocorrer um empobrecimento das comunidades com algumas espécies tornando-se localmente extintas e um conjunto de espécies adaptadas a distúrbios podem prosperar nestes ambientes, promovendo diminuição na diversidade beta e induzindo à homogeneização biótica ao longo do tempo (OLDEN & POFF, 2003; CLAVERO &

GARCIA-BRETHOU, 2006; LÔBO et al., 2011). Entretanto, no sentido oposto, pode ocorrer uma divergência na composição das comunidades ao longo do tempo, resultando em aumentos na diversidade beta (OLDEN & ROONEY, 2006). Diferentes intensidades e frequências de distúrbios combinado com a limitação da dispersão e heterogeneidade ambiental podem resultar em uma diferenciação biótica (OLDEN & POFF, 2003; LAURANCE et al., 2007). As respostas das comunidades vegetais aos distúrbios diferem uma das outras, geralmente as árvores refletem o acúmulo de mudanças históricas em uma escala de tempo mais longa, enquanto que as comunidades de sub-bosque tendem a ser mais sensíveis à distúrbios e alterações na estrutura da paisagem (METZGER et al., 2009; DECOCQ et al., 2014; PASION et al., 2018).

A Mata Atlântica está entre as maiores florestas tropicais do planeta, originalmente estendendo-se por aproximadamente 150 milhões de hectares ao longo da costa leste brasileira (RIBEIRO et al., 2009). Atualmente, esta floresta é composta por um conjunto de áreas intensamente fragmentadas, devido especialmente à expansão de áreas agrícolas, urbanização e corte seletivo (JOLY et al., 2014; HADDAD et al., 2015). Todavia, é qualificada como um dos ecossistemas mais ricos e ameaçados do mundo, com altos níveis de endemismo, sendo classificada como um *hotspot* para biodiversidade (MYERS et al., 2000). Hoje restam aproximadamente apenas 28% de sua cobertura original, distribuída em fragmentos pequenos e isolados (REZENDE et al., 2018). Esses fragmentos possuem uma distância média entre si de 1500m e quase metade da vegetação restante está a 100m da borda mais próxima (RIBEIRO et al., 2009; HADDAD et al., 2015).

Estudar e compreender a biodiversidade em paisagens tropicais modificadas pelo homem é realmente importante, pois estes ambientes estão propensos a mudanças em grande escala e a uma reorganização estrutural devido aos distúrbios humanos, podendo experimentar diferentes níveis de homogeneização ou diferenciação (LAURANCE et al., 2007; SFAIR et al., 2016; COLLINS et al., 2017; ZWIENER et al., 2018). A compreensão da distribuição da biodiversidade nestas paisagens torna-se fundamental para definir áreas prioritárias para restauração e guiar o futuro da conservação (ZWIENER et al., 2017).



Nesta dissertação buscou-se sintetizar o atual conhecimento a respeito do efeito de borda e homogeneização biótica na comunidade de plantas em florestas tropicais, integrando uma revisão sistematizada e padrões observados de diferentes estudos em florestas tropicais de todo mundo, com um estudo de caso e dados empíricos na Mata Atlântica. No primeiro capítulo, com base em uma revisão da literatura, foi utilizado a abordagem cientométrica com o objetivo de investigar o atual panorama a respeito do efeito de borda e homogeneização biótica na comunidade de plantas em florestas tropicais de todo mundo. Dessa maneira, pretende-se identificar as relações e os padrões existentes entre o efeito de borda e a homogeneização biótica em florestas tropicais, bem como a influência de parâmetros espaciais para mensurar as alterações decorrentes destes processos. No segundo capítulo pretende-se compreender em um estudo de campo os efeitos da fragmentação e formação de bordas na diversidade de comunidades de sub-bosque em fragmentos de Mata Atlântica no sul do Brasil com o intuito de avaliar potenciais ligações com homogeneização biótica, além de verificar a contribuição dos componentes da diversidade beta para manter a diversidade de espécies.

## CAPÍTULO I\*

### EFEITO DE BORDA NA COMUNIDADE DE PLANTAS EM FLORESTAS TROPICAIS: UMA PERSPECTIVA SOBRE HOMOGENEIZAÇÃO BIÓTICA

\*Capítulo formatado de acordo com as normas da revista *Plant Ecology*

**Efeito de borda na comunidade de plantas em florestas tropicais: uma perspectiva sobre  
homogeneização biótica**

Jean M. F. Kramer<sup>a, b, \*</sup>

Jhébica L. Bald<sup>b</sup>

Carina Kozera<sup>b</sup>

Victor P. Zwiener<sup>a, b</sup>

<sup>a</sup> Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal do Paraná (UFPR), Setor de Ciências Biológicas. Avenida Coronel Francisco Heráclito dos Santos, nº 100, CEP 81530-900, Jardim das Américas, Curitiba, Paraná, Brasil.

<sup>b</sup> Departamento de Biodiversidade, Universidade Federal do Paraná (UFPR), Setor Palotina. Rua Pioneiro, nº 2153, CEP 85950-000, Jardim Dallas, Palotina, Paraná, Brasil.

\*Autor para correspondência: jeanfreitagkramer@gmail.com

**Resumo**

As florestas tropicais mantêm mais da metade de toda biodiversidade terrestre mundial. No entanto, vêm experimentando intensas taxas de perda e fragmentação de habitats. A formação de bordas é uma das consequências mais prejudiciais do processo de fragmentação, podendo provocar uma simplificação taxonômica e funcional entre as comunidades, conduzindo a homogeneização biótica. Neste sentido, nós realizamos uma revisão sistematizada com o objetivo de investigar e reunir um banco de dados a respeito do efeito de borda e homogeneização biótica na comunidade de plantas em florestas tropicais de todo mundo. A abordagem cientométrica foi utilizada para sintetizar e extrair as informações das publicações

selecionadas. A pesquisa bibliográfica retornou em 1792 artigos, dos quais 182 correspondiam aos critérios selecionados e 47 abordavam a homogeneização biótica aliada ao efeito de borda. O Brasil foi o país com o maior número de publicações. Um padrão crescente no número de publicações foi observado ao longo do tempo, especialmente a partir do ano de 2006, indicando taxas cada vez maiores de homogeneização em todo o mundo. As árvores foram o componente florestal mais utilizado para avaliar alterações decorrentes do efeito de borda e homogeneização. O tipo de homogeneização mais frequente foi taxonômico. Destacamos que ambos os processos de homogeneização e diferenciação dependem da escala espacial analisada. Além disso, a diversidade beta acessada através de múltiplas escalas pode contribuir para processos de homogeneização ou diferenciação de comunidades, diretamente afetando as ações para conservação.

**Palavras-chaves:** fragmentação; paisagens tropicais modificadas pelo homem; diversidade beta; escala espacial; simplificação de comunidades.

## **Abstract**

Tropical forests maintain more than half of the world terrestrial biodiversity. However, have been experiencing intense rates of habitat loss and fragmentation. Edge formation is one of the most detrimental consequences of fragmentation process, inducing to taxonomic and functional simplification among communities, leading to biotic homogenization. In this sense, we conducted a systematic review with the objective to investigating and gathering a database about edge effect and biotic homogenization in plant communities on tropical forests worldwide. Scientometric approach was used to extract and synthesize and information from selected publications articles. Bibliographic search returned in 1792 articles from which 182 matched our selected criteria and 47 addressed biotic homogenization allied

with edge effect. Brazil was the country with the largest number of publications. We observed an increasing pattern of publications over time, especially from 2006, indicating increasing rates of homogenization worldwide. Trees were the most used forest component to evaluate changes derived from edge effect and homogenization. Taxonomic homogenization was the most frequent type. We emphasize that both homogenization and differentiation processes depend of analyzed spatial scale. In addition, beta diversity assessed across multiple scales can contribute to homogenization or differentiation processes of communities, directly affecting conservation actions.

**Keywords:** fragmentation; human modified tropical landscapes; beta diversity; spatial scale; community simplification.

## 1. Introdução

As florestas tropicais estão entre os ambientes mais biodiversos do mundo, mantendo mais de 50% de toda biodiversidade global, além de desempenharem um papel importante na regulação do clima e da produtividade terrestre (Malhi et al., 2014). Entretanto, apresentam intensas taxas de perda e fragmentação de habitat (Haddad et al., 2015; Steffen et al., 2015). A perda de habitats geralmente leva a fragmentação, com a divisão do habitat em fragmentos menores e mais isolados (Haddad et al., 2015). Devido a intensidade e frequência dessas perturbações, há uma crescente fração da biodiversidade tropical vivendo em fragmentos florestais cercados por uma matriz agrícola ou urbana (Karp et al., 2012; Melo et al., 2013; Lewis et al., 2015). Diferentes fontes de distúrbios podem alterar a composição e estrutura dos fragmentos restantes, provocando aumentos na similaridade da composição de espécies no tempo e no espaço, resultando no processo denominado de homogeneização biótica que

atualmente pode ser considerado como uma das principais ameaças a biodiversidade global (Olden & Rooney, 2006; McGill et al., 2015; Socolar et al., 2016; Olden et al., 2018).

Além da redução da área e aumento do isolamento, o processo de fragmentação leva a criação de mais áreas de borda na paisagem (Fahrig, 2003; Harper et al., 2005), conduzindo a uma série de alterações que afetam a biodiversidade, funcionalidade e estrutura dos fragmentos (Harper et al., 2005; Lôbo et al., 2011; Benchimol & Peres, 2015; Haddad et al., 2015). As áreas de borda apresentam uma série de alterações nas condições abióticas que as diferenciam do interior florestal, caracterizadas por uma maior incidência luminosa, maior temperatura do ar e do solo, menor taxa de umidade e aumento da intensidade dos ventos, sendo tais alterações responsáveis pela caracterização do efeito de borda (Murcia, 1995; Oosterhoorn & Kappelle, 2000; Magnago et al., 2015). O efeito de borda tem sido um dos principais tópicos de interesse no estudo de padrões da paisagem e processos associados à fragmentação florestal durante as últimas décadas (Laurance 1991; Murcia et al., 1995; Laurance et al., 2002; Harper et al., 2005; Laurance et al., 2011; Arroyo-Rodríguez et al., 2013). Inicialmente foi reconhecido que a borda apresentava uma elevada abundância e diversidade de certas espécies, em especial algumas árvores de interesse comercial, o que promoveu práticas de gestão com o objetivo de aumentar a quantidade de bordas na paisagem para exploração madeireira (Thomas et al., 1979). Posteriormente, a identificação de efeitos negativos da formação de bordas começaram a ganhar destaque (Lovejoy et al., 1986; Laurance 1991; Kapos et al., 1993) e constatou-se que o efeito de borda poderia levar à alterações e empobrecimento dos fragmentos florestais (Murcia 1995; Oosterhoorn & Kappelle, 2000; Laurance et al., 2002; Harper et al., 2005; Laurance et al., 2011; Arroyo-Rodríguez et al., 2013; Magnago et al., 2015).

O efeito de borda pode induzir a uma simplificação taxonômica e funcional, contribuindo para a homogeneização biótica ao longo das bordas florestais (McKinney &



Lockwood, 1999; Olden & Poff, 2003; Lôbo et al., 2011; Tabarelli et al., 2012; Thier & Wesenberg, 2016). A homogeneização é considerada uma preocupação fundamental dentro da biologia da conservação (Olden et al., 2010) e tem sido relatado para a maioria dos grupos taxonômicos e ecossistemas do globo (Baiser et al., 2012; Daga et al., 2015; Solar et al., 2015; Gossner et al., 2016; Zwiener et al., 2018; Olden et al., 2018). A homogeneização biótica pode ser definida como um aumento na similaridade de espécies entre comunidades ao longo do tempo, causado pela substituição gradual de espécies locais e endêmicas por um conjunto de espécies generalistas amplamente distribuídas (Mckinney & Lockwood, 1999; Olden & Poff, 2003; Olden & Rooney, 2006). Neste contexto, as paisagens tropicais vêm sofrendo um intenso processo de homogeneização, impulsionadas principalmente pelo intenso uso da terra e fragmentação florestal (Malhi et al., 2014; Solar et al., 2015; Newbold et al., 2016). Além da homogeneização, essas paisagens podem experimentar um processo de diferenciação biótica (Olden & Poff, 2003; Clavero & Garcia-Berthou, 2006; Olden & Rooney, 2006; Tcharntke et al. 2012).

Primeiramente, um grande número de espécies podem se tornar localmente extintas e um conjunto de espécies adaptadas a distúrbios e generalistas podem prosperar e até dominar o ambiente (Mckinney & Lockwood, 1999; Tabarelli et al., 2012), promovendo assim quedas na diversidade beta e induzindo a uma homogeneização entre as comunidades (Olden & Poff, 2003; Olden & Rooney, 2006; Lôbo et al., 2011; Thier & Wesenberg, 2016). Entretanto, como proposto pela hipótese de divergência da paisagem (Laurance et al., 2007), a limitação da dispersão e a variabilidade dos distúrbios ao longo do tempo entre os fragmentos florestais e ao longo das bordas podem promover uma diferenciação taxonômica e funcional nas comunidades restantes, aonde cada fragmento e borda florestal podem experimentar diferentes caminhos em relação à mudanças na composição de espécies (Olden & Poff, 2003; Laurance et al., 2007; Clavero & Garcia-Berthou, 2006; Tcharntke et al. 2012; Collins et al., 2017).

As revisões sistematizadas são consideradas uma importante ferramenta na avaliação das evidências sobre conservação e para apoiar na tomada de decisões ambientais (Pullin & Knight, 2009; Frehse et al., 2016). Também são úteis para organizar informações e literaturas de amplos conjuntos de dados, identificar lacunas no conhecimento e inconsistências metodológicas a respeito de um determinado tema, e podem ainda propor panoramas prioritários para pesquisa (Pullin & Knight, 2009; Mallet et al., 2012; Haddaway & Pullin, 2014; Lortie, 2014). Normalmente os estudos a respeito dos processos do efeito de borda e homogeneização biótica na comunidade de plantas em florestas tropicais são realizados individualmente, sendo raras as evidências e relações temporais unificando ambos os temas. Neste estudo foi realizada uma revisão sistematizada com o objetivo de conhecer e investigar o atual panorama a respeito do efeito de borda e homogeneização biótica na comunidade de plantas em florestas tropicais de todo mundo. Foi especificamente analisado: 1) o número de publicações desde 1988 até os dias atuais a respeito do efeito de borda e homogeneização; 2) a relação existente entre os processos de homogeneização e diferenciação com o efeito de borda; 3) e a influência da escala espacial examinada para identificar mudanças composicionais decorrentes dos processos de homogeneização e diferenciação.

## **2. Materiais e métodos**

### **2.1 Levantamento bibliográfico e seleção das publicações**

O levantamento bibliográfico compreendeu artigos científicos que abordassem o efeito de borda e a homogeneização biótica na comunidade de plantas em florestas tropicais de todo mundo, desde o ano de 1988 até março de 2019.

Para o levantamento dos dados foram utilizadas as bases eletrônicas do ScienceDirect (<https://www.sciencedirect.com/>), Google Acadêmico (<https://scholar.google.com.br/>) e Scielo (<https://www.scielo.org/>). Foram utilizadas as seguintes palavras-chaves ou combinação de termos em língua inglesa e portuguesa no campo de pesquisa de cada site: *edge effect on plant Community, fragmentation, fragmentation effects e tropical forest*. Com o intuito de verificar relações entre o efeito de borda e o processo de homogeneização na comunidade de plantas em florestas tropicais foi realizado uma segunda busca na literatura, utilizando as mesmas bases eletrônicas com as seguintes palavras-chaves ou combinação de termos: *biotic homogenization, tropical forest, fragmentation e plant community*.

Uma triagem inicial foi realizada com a leitura do título e resumo de cada artigo de modo a selecionar potenciais publicações relacionadas aos objetivos da pesquisa. Trabalhos abordando o efeito de borda e a homogeneização biótica sobre a comunidade de plantas em qualquer localidade fora da região tropical foram descartados, da mesma forma que estudos realizados com a fauna. Uma segunda triagem foi realizada com a leitura integral dos artigos anteriormente selecionados, resultando nas publicações que atenderam aos nossos critérios de seleção. Essas publicações foram salvas e categorizadas em dois grupos:

- a) Perspectiva expandida: artigos que abordaram apenas o efeito de borda na comunidade de plantas em florestas tropicais e não mencionaram se o efeito de borda causou homogeneização.
- b) Perspectiva restrita: artigos que abordaram o efeito de borda em conjunto com a homogeneização biótica na comunidade de plantas em florestas tropicais. Estes artigos mencionaram e forneceram informações sobre potenciais efeitos dos processos de homogeneização e/ou diferenciação biótica impulsionados pelo efeito de borda.

## 2.2 Cientometria

Com os artigos enquadrados nos nossos critérios de seleção foram extraídas as seguintes informações: coordenadas geográficas e país de estudo, ano de publicação, revista de publicação, idioma do trabalho, comunidade vegetal estudada (árvores, arbustos, herbáceas e lianas), método de pesquisa (experimental com coletas realizadas em campo ou revisão de literatura) e ocorrência do processo de homogeneização. Em conjunto com essas informações, para os artigos pertencentes a categoria com perspectiva restrita, foram extraídas três novas informações: ocorrência do processo de homogeneização e/ou diferenciação, tipo da homogeneização analisada (homogeneização taxonômica, funcional e/ou genética) e escala espacial analisada (escala do fragmento ou escala da paisagem). Foi considerado como escala do fragmento os artigos aonde a pesquisa foi realizada considerando a borda e interior de apenas um único fragmento, enquanto como escala da paisagem foi considerado os artigos aonde a pesquisa foi realizada em um conjunto de fragmentos florestais independentemente do tamanho.

Em relação ao tipo de homogeneização analisada, atualmente são mais conhecidos e diferenciados três tipos: a homogeneização taxonômica, funcional e genética (Olden et al., 2004). A homogeneização taxonômica tem sido reconhecida como o aumento na similaridade da composição de espécies em um conjunto de comunidades ao longo do tempo (McKinney & Lockwood, 1999; Olden et al., 2004; Olden & Rooney, 2006). Já a homogeneização funcional pode ser definida como um aumento na similaridade funcional das biotas ao longo do tempo, com o predomínio de espécies com funções semelhantes no ecossistema e perda de espécies com funções únicas (McKinney & Lockwood, 1999; Olden et al., 2004). Por sua vez a homogeneização genética tem sido utilizada para se referir ao aumento na similaridade de genes ou do pool genético ao longo do tempo (Olden et al., 2004; Dar & Reshi, 2014).

Foi adotado um conjunto de artigos considerados fundamentais ou chaves para expansão e popularização dos conceitos a respeito de homogeneização. Neste conjunto, foram considerados os artigos que ajudaram a definir e quantificar o processo de homogeneização, além de apontar potenciais consequências. Acreditamos que estes artigos tenham influenciado e conduzido à novas abordagens a respeito da homogeneização biótica dentro da biologia da conservação. O primeiro artigo se refere a definição do termo de homogeneização biótica (McKinney & Lockwood, 1999). Em seguida, o processo foi reconhecido como um aumento na similaridade de biotas ao longo do tempo (Rahel, 2002), sendo então elaborado um modelo para entender e estimar possíveis trajetórias da homogeneização (Olden & Poff, 2003). Posteriormente, foram definidas três formas de homogeneização (Olden et al., 2004), e mais recentemente, o processo foi associado à perda de diversidade beta ao longo do tempo (Olden & Rooney, 2006). O número de citações de cada artigo chave foi acessada online no início de julho através da plataforma do Google Acadêmico (Tabela 1).

**Tabela 1.** Artigos considerados chaves ou fundamentais para expansão dos conceitos de homogeneização biótica.

| <b>Autores</b>      | <b>Ano de publicação</b> | <b>Título do artigo</b>  | <b>Número de citações</b> |
|---------------------|--------------------------|--|---------------------------|
| McKinney & Lockwood | 1999                     | Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction | 1905                      |
| Rahel               | 2002                     | Homogenization of freshwater faunas  | 712                       |
| Olden & Poff        | 2003                     | Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization             | 361                       |
| Olden et al.        | 2004                     | Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization                      | 1042                      |
| Olden & Rooney      | 2006                     | On defining and quantifying biotic homogenization                                      | 455                       |

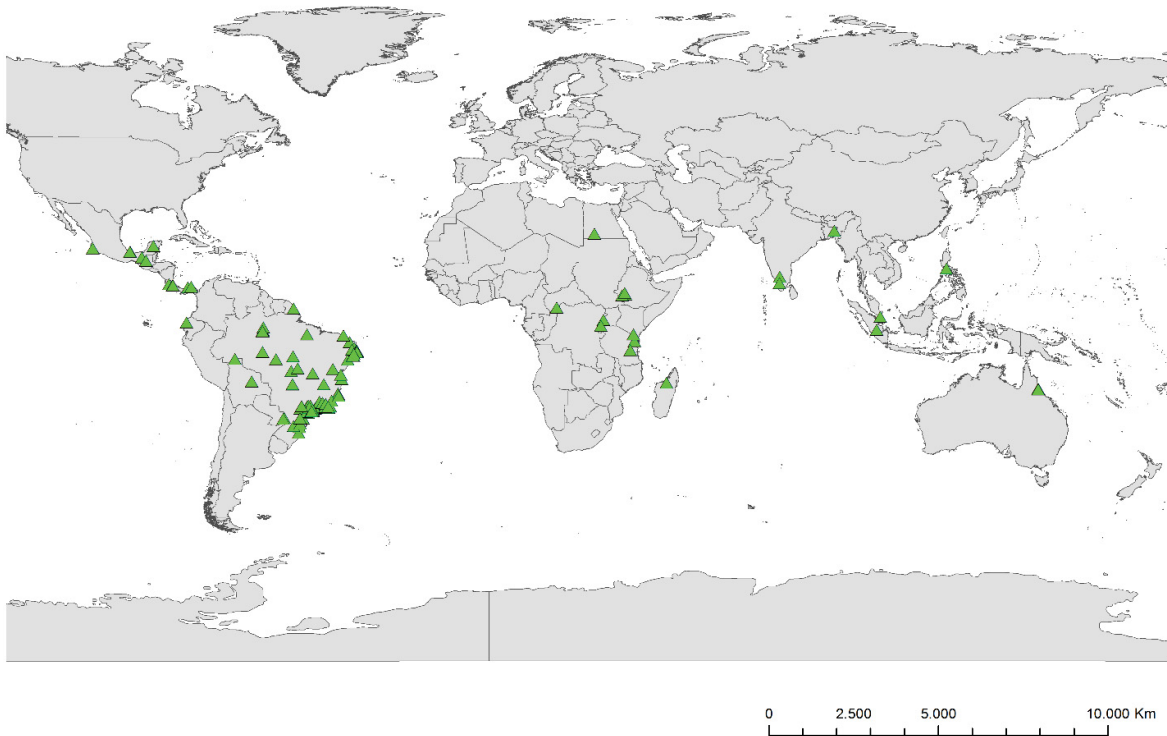
### 3. Resultados

A busca inicial na literatura resultou em 1792 artigos, dos quais 182 passaram pelos nossos critérios de seleção. Destes, 74% (n=135) dos artigos foram classificados como pertencentes a perspectiva expandida e 26% (n=47) pertencentes a perspectiva restrita.

Em relação à distribuição dos estudos, algumas regiões e países concentraram um maior número de publicações do que outros (Figura 1). O Brasil apresentou a maior quantidade de artigos publicados, com 118 publicações, o que representa 75% do total de trabalhos compilados. Deste total, 73% (n = 86) dos artigos abordaram apenas sobre efeito de borda (perspectiva expandida) e 27% (n = 32) mencionaram o efeito de borda em conjunto

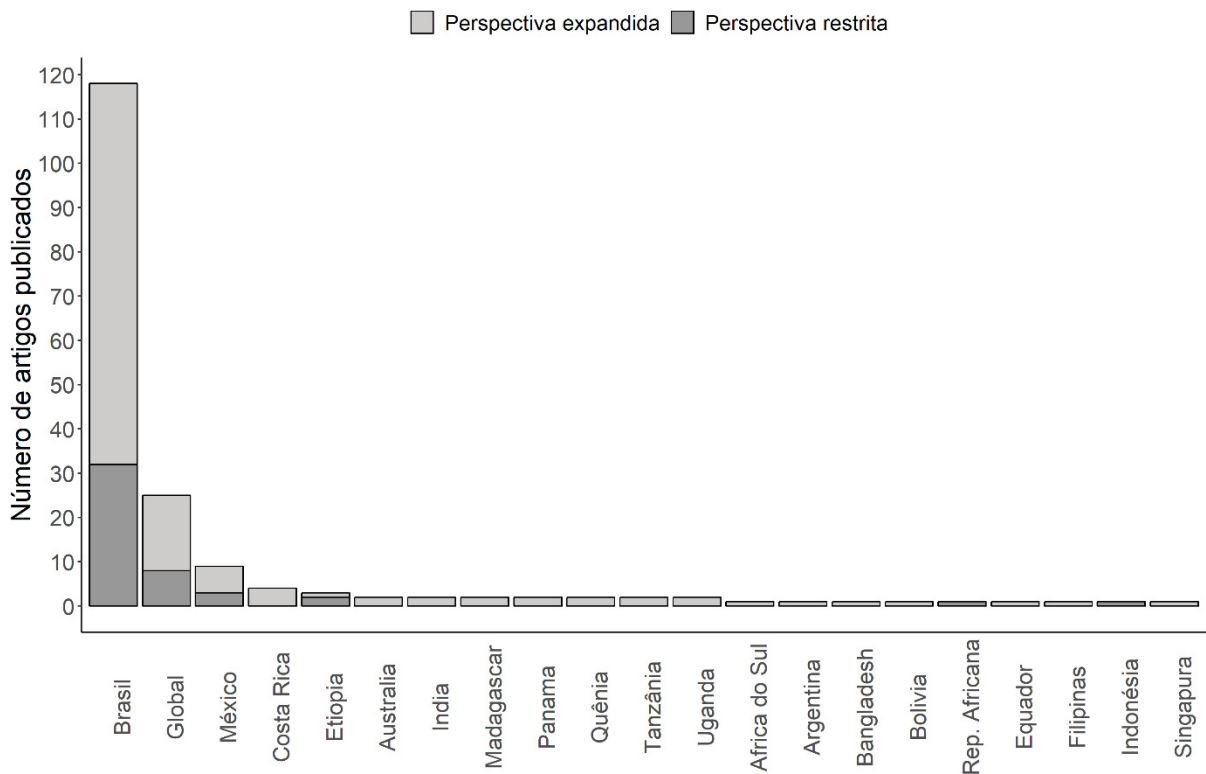


224 com o processo de homogeneização (perspectiva restrita). Trabalhos desenvolvidos em mais  
225 de um país tropical foram agrupados no grupo denominado global (Figura 2).



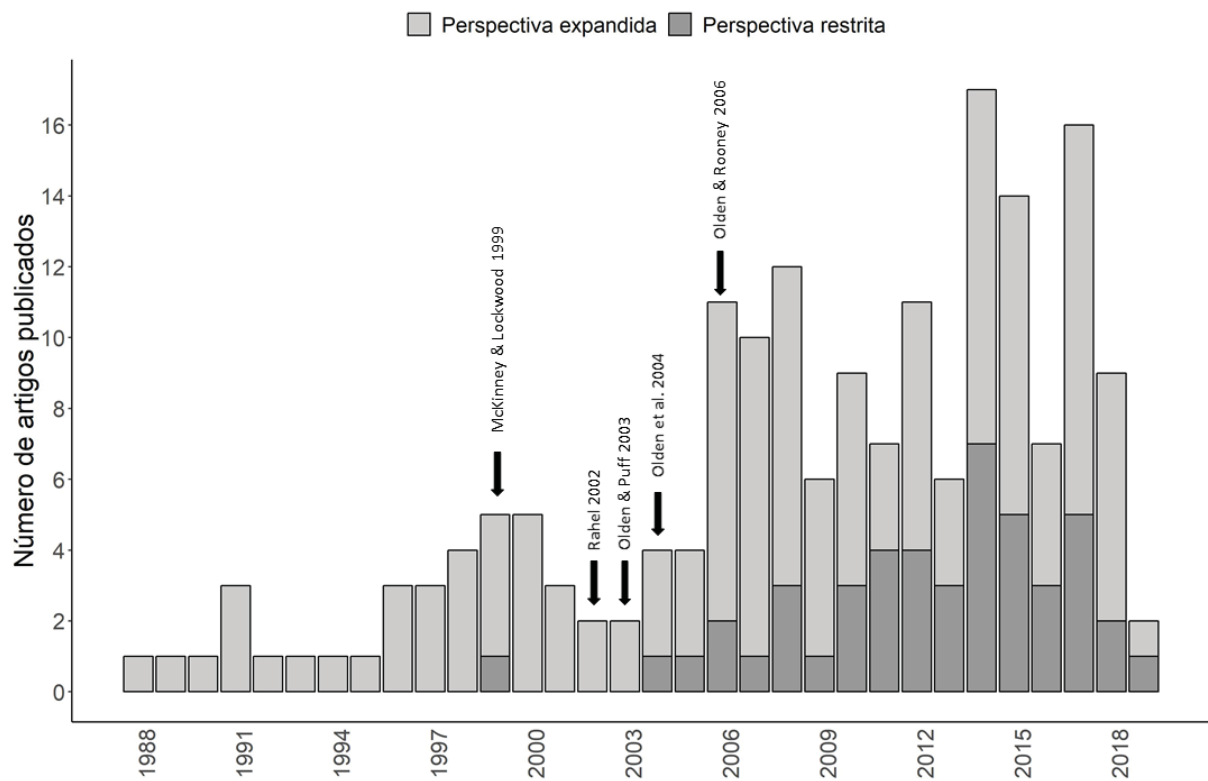
226

227 **Figura 1.** Distribuição global dos artigos selecionados abordando o efeito de borda e o  
228 processo de homogeneização biótica na comunidade de plantas em florestas tropicais de todo  
229 mundo. Os triângulos verdes se referem aos locais aonde foram realizadas as pesquisas.



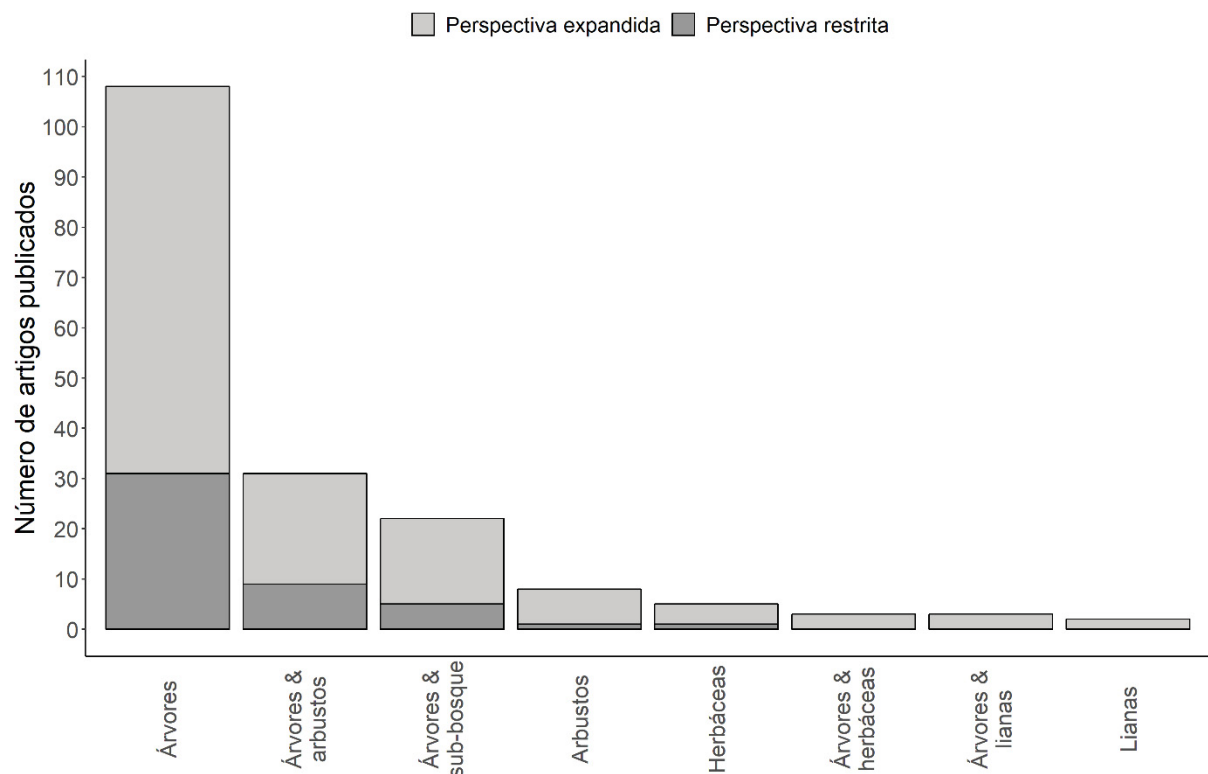
**Figura. 2.** Distribuição dos artigos sobre efeito de borda e homogeneização na comunidade de plantas em florestas tropicais de todo mundo quanto ao país de estudo. Publicações que abordaram apenas o efeito de borda estão representadas pelas faixas cinzas claras (perspectiva expandida) e trabalhos abordando o efeito de borda em conjunto com a homogeneização pelas faixas cinzas escuras (perspectiva restrita).

O número de artigos relacionando o efeito de borda com o processo de homogeneização começaram a aumentar a partir dos anos 2000, correspondendo ao período posterior à definição do termo de homogeneização biótica (McKinney & Lockwood, 1999). O número de publicações relacionadas à homogeneização na comunidade de plantas em florestas tropicais variou mais consideravelmente a partir de 2006, porém um padrão crescente no número de artigos foi observado. Foi notado também a influência dos artigos chaves ou fundamentais para popularização e expansão dos conceitos sobre homogeneização (Figura 3).



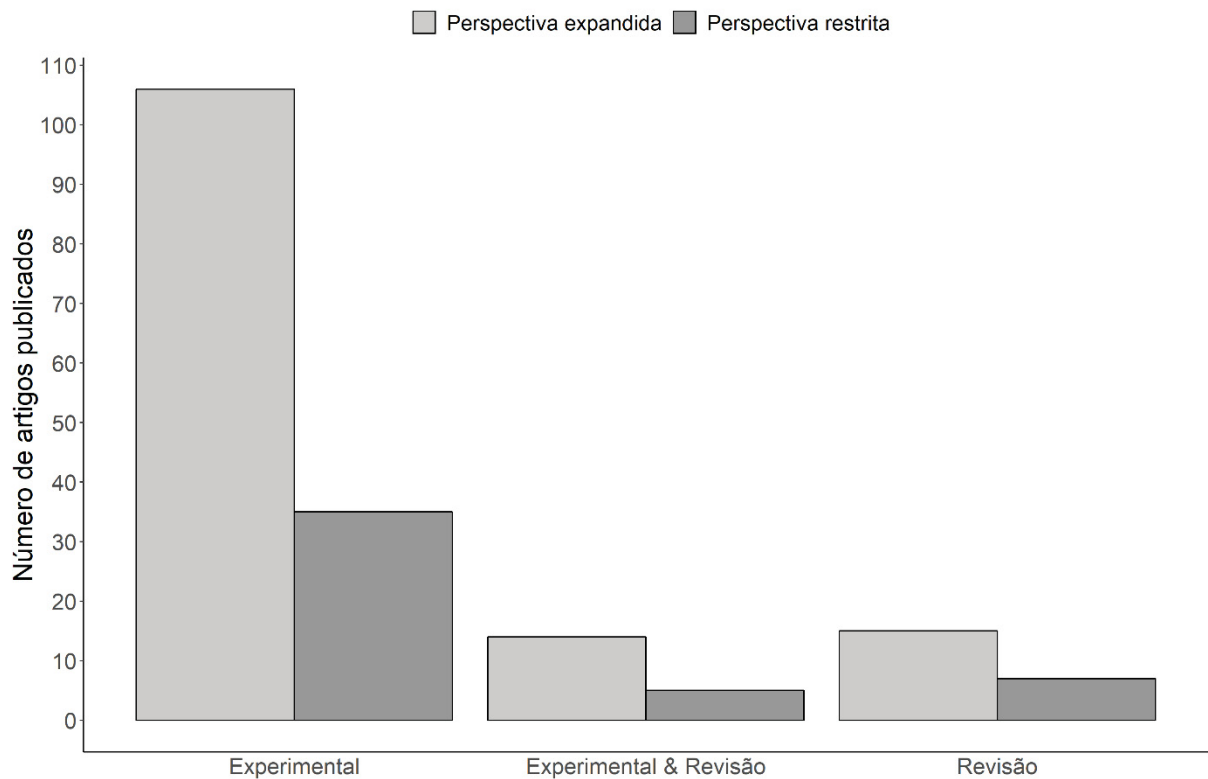
**Figura 3.** Número de artigos tratando sobre o efeito de borda e a homogeneização biótica na comunidade de plantas em florestas tropicais entre 1988 a março de 2019. As barras cinzas claras representam os artigos classificados pertencentes a perspectiva expandida e as barras cinzas escuras os pertencentes a perspectiva restrita. Os nomes apontados pelas setas representam os artigos considerados fundamentais para expansão dos conceitos de homogeneização.

Em relação as comunidades estudadas, as árvores foram o componente mais utilizado, representando 59% (n=108) do total de publicações, dos quais 71% (n=77) enquadram-se na categoria de perspectiva expandida e 29% (n=31) pertencem ao grupo com perspectiva restrita. As lianas foram a comunidade menos estudada no nosso conjunto de artigos, representando apenas 1,1% (n=2) do total de publicações (Figura 4).



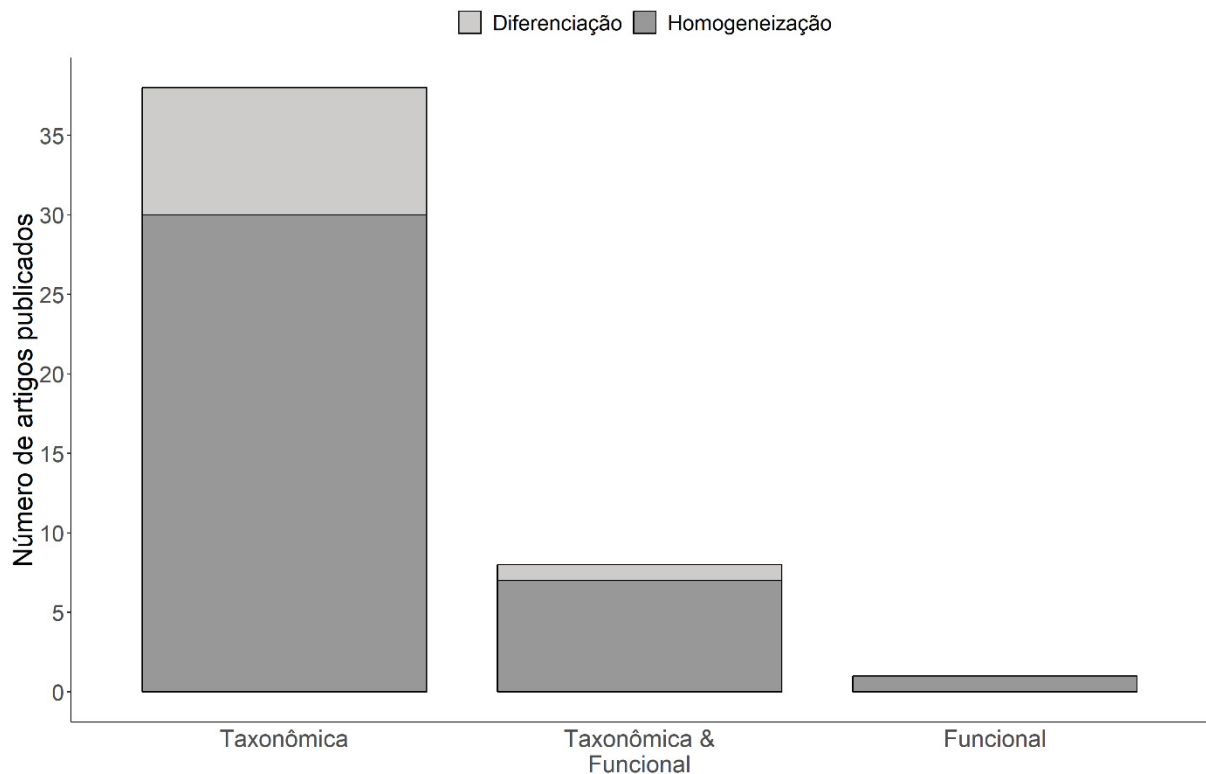
**Figura 4.** Quantidade de publicações relacionadas ao efeito de borda e a homogeneização biótica em florestas tropicais de acordo com as comunidades vegetais estudadas. As barras cinzas claras representam os artigos classificados pertencentes a perspectiva expandida e as barras cinzas escuras os pertencentes a perspectiva restrita.

Em relação ao método da pesquisa, o mais frequente foi o método com coletas de dados em campo, aqui chamado de método experimental, representando 77% (n=141) do total de artigos publicados, dos quais 75,2% (n=106) correspondem ao grupo classificado como perspectiva expandida e 24,8% (n=35) ao grupo de perspectiva restrita (Figura 5).



**Figura 5.** Quantidade de publicações em relação ao método de pesquisa empregados nos artigos selecionados. As barras cinzas claras representam os artigos classificados pertencentes a perspectiva expandida e as barras cinzas escuras os pertencentes a perspectiva restrita.

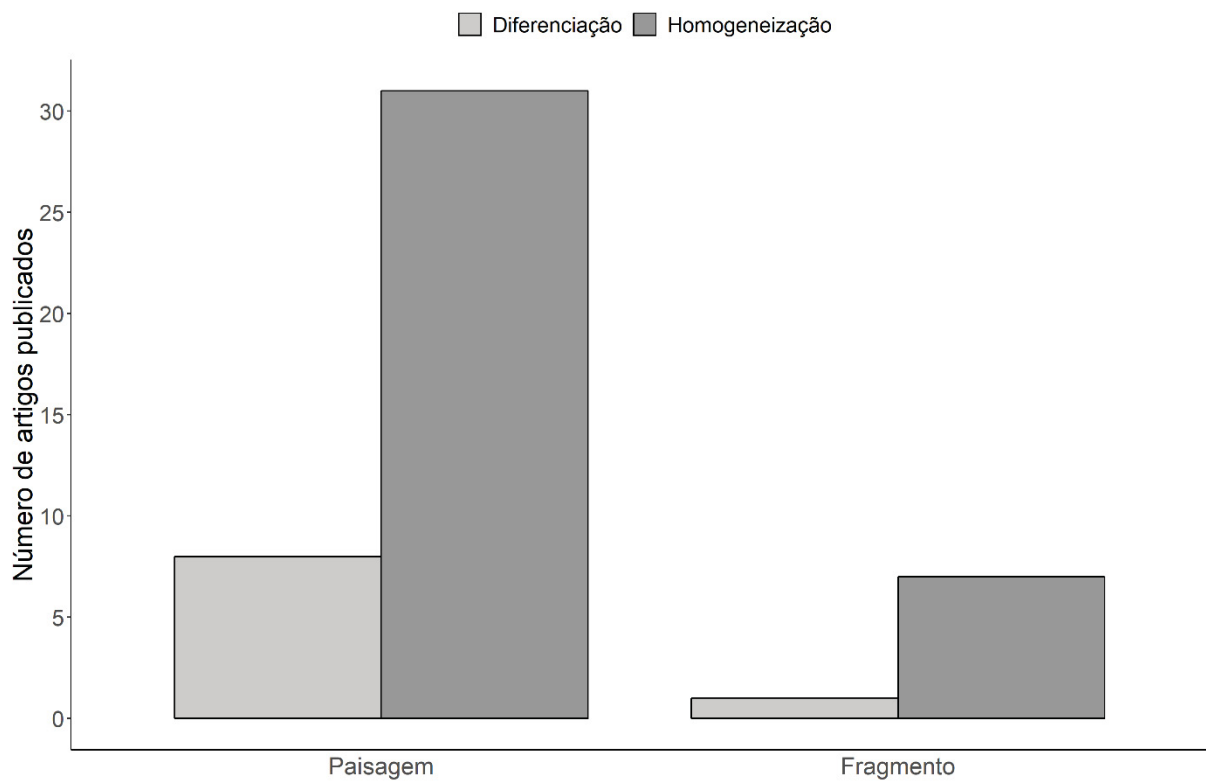
Com os artigos classificados como pertencentes ao grupo de perspectiva restrita (n=47) foram extraídas informações diretamente relacionadas ao processo de homogeneização. O tipo de homogeneização encontrada no nosso banco de dados foi majoritariamente taxonômico, representando 80,8 % (n=38) do total de artigos pertencentes a perspectiva restrita. Destes, 79% (n=30) detectaram um processo de homogeneização nas comunidades e 21% (n=8) um processo de diferenciação. Não foram encontradas publicações abordando sobre homogeneização genética no nosso conjunto de artigos (Figura 6).



**Figura 6.** Quantidade de publicações em relação aos tipos de homogeneização registradas nas comunidades de plantas em florestas tropicais. As barras cinzas escuras representam os artigos que detectaram um processo de homogeneização e as barras cinzas claras os que detectaram uma diferenciação.

Em relação a escala espacial adotada, 83% (n=39) detectaram o efeito de borda e a homogeneização biótica utilizando a escala da paisagem (em dois ou mais fragmentos) e 17% (n=8) na escala do fragmento (borda e interior de um único fragmento). Na escala da paisagem, 79,5% (n=31) das publicações detectaram um processo de homogeneização e 20,5% (n=8) detectaram diferenciação. Já na escala classificada como “fragmento”, 87,5% (n=7) dos artigos detectaram um processo de homogeneização e 12,5% (n=1) uma diferenciação (Figura 7).





**Figura 7.** Quantidade de publicações em relação a escala espacial utilizada nos artigos classificados como pertencentes a categoria de perspectiva expandida. As barras cinzas escuras representam os artigos que detectaram homogeneização e as barras cinzas claras que detectaram diferenciação.

#### 4. Discussão

O continente americano se destacou na quantidade de publicações e o Brasil foi o país com o maior número de artigos publicados, seja apenas abordando o efeito de borda ou o efeito de borda em conjunto com o processo de homogeneização. O Brasil é considerado um dos países mais biodiversos do mundo e abriga cerca de 50 mil espécies vegetais ou 1/6 de toda flora global, sendo considerada a flora a mais rica da Terra (Mittermeier et al., 1997; Myers et al., 2000). Da mesma forma que outros países economicamente emergentes, o Brasil está localizado em uma região aonde a biodiversidade é alta em relação a múltiplos aspectos

(Frehse et al., 2016; Toussaint et al., 2016). Além disso, o Brasil engloba em seu território dois biomas mundialmente conhecidos e ameaçados: a Floresta Amazônica e a Mata Atlântica. A Floresta Amazônica é a maior floresta tropical do mundo e possui o maior e mais antigo estudo experimental de fragmentação já implementado, denominado de *Biological Dynamics of Forest Fragments Project* (BDFFP) e fundado em 1979 (Lovejoy et al., 1986, Laurance et al., 2002; Laurance et al., 2011). A Floresta Amazônica está em rápida modificação e fragmentação, porém suas florestas ainda permanecem extensas e relativamente longe das bordas (Haddad et al., 2015). Em contraste, a Mata Atlântica é um bioma amplamente desmatado e fragmentado, no entanto ainda permanece como um dos ecossistemas mais ricos do mundo com elevados níveis de endemismo, sendo classificado como um *hotspot* para biodiversidade (Myers et al., 2000; Ribeiro et al., 2009; Haddad et al., 2015). A alta biodiversidade e o alto grau de ameaça presente nos ecossistemas brasileiros, como a Floresta Amazônica e Mata Atlântica, podem ser considerados motivos para essa maior representatividade do Brasil no nosso conjunto de artigos.

Foram encontrados poucos trabalhos avaliando o efeito de borda e a homogeneização biótica sobre a comunidade de plantas na região tropical africana. Essa falta de trabalhos pode ser atribuída a uma série de fatores, como: instabilidade política, problemas sociais e econômicos, além dos conflitos e agitações civis constantes (Lindsell et al., 2011; Pfeifer et al., 2012; Deikumah et al., 2014). Esses fatores possivelmente tornam a pesquisa científica uma não prioridade nos países tropicais africanos (Deikumah et al., 2014). A falta de pesquisas nestes países pode indicar uma possível lacuna a respeito do conhecimento e gestão de suas biodiversidades (Deikumah et al., 2014; Fardila et al., 2017). Os continentes e países que receberam menos atenção necessitam de melhorias e estudos nos campos sociais, econômicos e políticos. Posteriormente, incentivos devem ser implementados no campo da pesquisa visando a conservação de seus ecossistemas e biodiversidade.

O número de estudos a respeito do processo de fragmentação e efeito de borda apresentaram um intenso crescimento a partir de 1990, especialmente na região tropical do globo e para as comunidades de aves, plantas e mamíferos (Fardila et al., 2017). Um dos motivos para esse crescimento pode ser a realização de múltiplas pesquisas experimentais conduzidas na Amazônia, com o projeto BDFFP (Lovejoy et al., 1986; Laurance, 1991; Kapos et al., 1993), e estudos posteriores avaliando as consequências do efeito de borda para conservação da biodiversidade (Murcia, 1995). O mesmo padrão não foi observado para homogeneização biótica, cuja quantidade de publicações aumentou expressivamente somente a partir de 2006. Este padrão está relacionado ao curto espaço de tempo desde a definição do termo em 1999 e à contribuição dos artigos fundamentais para expansão e popularização dos conceitos sobre homogeneização (McKinney e Lockwood, 1999; Rahel, 2002; Olden & Poff, 2003; Olden et al., 2004; Olden & Ronney, 2006), que passou a ser considerado um tópico em ascensão dentro da biologia da conservação (Olden, 2006). Considerando a crescente atenção dada a este processo nos últimos anos e a constante expansão e intensificação das perturbações humanas sobre os ecossistemas, devemos esperar taxas cada vez maiores de homogeneização em todo o globo (Baiser et al., 2012; Vitule et al., 2012; McGill et al., 2015; Solar et al., 2015; Gossner et al., 2016; Newbold et al., 2018; Olden et al., 2018; Zwiener et al., 2018).

As árvores normalmente são o grupo mais utilizado para mensurar a biodiversidade vegetal em florestas tropicais e para avaliar efeitos oriundos das perturbações humanas, como a fragmentação e a homogeneização biótica (Lôbo et al., 2011; Decocq et al., 2014; Benchimol & Peres, 2015). A comunidade arbórea desempenha um papel bastante importante na estrutura e funcionamento dos ecossistemas florestais, influenciando os processos de ciclagem e armazenamento de carbono e a regulação do microclima florestal (Magnago et al., 2015; Magnago et al., 2017). Porém não menos importantes, os estratos inferiores da floresta,

como os arbustos, herbáceas e lianas também são importantes para o funcionamento, estrutura e para diversidade dos ecossistemas florestais (Decocq et al., 2014; Pasion et al., 2018). Essas comunidades representam mais da metade da riqueza de plantas em florestas tropicais e respondem de diferentes maneiras às perturbações humanas (Tchouto et al., 2006; Cicuzza et al., 2013; Decocq et al., 2014; Pasion et al., 2018). Dada a importância ecológica destes componentes e a lacuna de conhecimento identificada, sugerimos a implementação de pesquisas que avaliem e quantifiquem os efeitos oriundos dos processos do efeito de borda e da homogeneização nas comunidades de sub-bosques em florestas tropicais, com o intuito de obter uma melhor compreensão a respeito das consequências destes processos sobre diferentes grupos que representam a biodiversidade vegetal.

A homogeneização taxonômica normalmente é o tipo de homogeneização mais compreendida e estudada nas regiões tropicais (Olden & Rooney, 2006; Lôbo et al., 2011; Baiser et al., 2012; Newbold et al., 2018). Nossos resultados corroboram essa afirmação, pois a maioria dos artigos quantificaram a homogeneização taxonômica enquanto estudos abordando a homogeneização funcional foram menos expressivos. No entanto, acreditamos que as comunidades vegetais tendem a se tornar ainda mais semelhantes em termos funcionais (Magnago et al., 2014); Benchimol & Peres, 2015). Além disso, não foram registrados estudos quantificando a homogeneização genética, o que pode estar associado ao fato de que as técnicas moleculares necessárias para tal abordagem são um advento recente e representam um segmento ainda em desenvolvimento dentro da biologia da conservação (Olden et al., 2004; Dar & Reshi, 2014; Tucker et al., 2017).

Os nossos resultados suportam a hipótese de divergência da paisagem, aonde as perturbações e os filtros ambientais atuam como forças impulsionadoras para homogeneização de comunidades em fragmentos inseridos numa mesma paisagem, enquanto promovem uma diferenciação entre comunidades em fragmentos inseridos em paisagens

diferentes (Olden & Poff, 2003; Laurance et al., 2007; Arroyo-Rodríguez et al., 2013; Solar et al., 2015; Sfair et al., 2016; Collins et al., 2017). Dessa forma, o processo de diferenciação biótica foi mais frequente em escalas que incluem um conjunto de fragmentos florestais, aqui classificada como escala da paisagem. No entanto, para melhor inferirmos sobre esta hipótese, o ideal seria a realização de amostragens em diferentes espaços de tempo e em diferentes escalas espaciais.

Com a homogeneização biótica ocorre redução da diversidade beta entre as comunidades (Olden & Poff, 2003; Olden & Rooney, 2006; Arroyo-Rodríguez et al., 2013). No entanto, valores elevados de diversidade beta podem promover um processo de diferenciação na paisagem e amenizar o processo de perda de espécies numa escala mais ampla (Olden & Rooney, 2006; Solar et al., 2015; Sfair et al., 2016; Collins et al., 2017). Entretanto, afirmações a respeito destes processos dependem da intensidade e frequência dos distúrbios, da escala espacial analisada e de qual grupo está sendo examinado (Tscharntke et al., 2012; Arroyo-Rodríguez et al., 2013; Solar et al., 2015). Os nossos resultados defendem a importância da escala espacial analisada para mensurar e quantificar diferentes processos de homogeneização e diferenciação de comunidades em florestas tropicais.

A nossa revisão possibilitou a construção de um panorama a respeito do efeito de borda e homogeneização biótica, além de sintetizar o atual conhecimento sobre estes dois processos na comunidade de plantas em florestas tropicais de todo mundo. Foi possível observar uma tendência cada vez maior e mais frequente de homogeneização entre as comunidades. Destacamos que os processos de homogeneização e diferenciação biótica dependem da escala espacial analisada. Frente a isso, defendemos o uso de métricas espaciais de diversidade, como a diversidade beta, para mensurar a biodiversidade existente em paisagens tropicais modificadas pelo homem e para atuar como uma importante ferramenta na conservação e gestão de fragmentos florestais.

## 5. Agradecimentos

Gostaríamos de agradecer a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa ao primeiro autor.

## 6. Referências bibliográficas

- ARROYO-RODRÍGUEZ V., RÖS M., ESCOBAR F., MELO F. P. L., SANTOS B. A., TABARELLI M., CHAZDON R. L. 2013. Plant  $\beta$ -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *J. Ecol.* 101: 1449–1458. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12153>
- BAISER B., OLDEN J. D., RECORD S., LOCKWOOD J. L., MCKINNEY M. L. 2012. Pattern and process of biotic homogenization in the New Pangaea. *Proc. Biol. Sci.* 279: 4772–4777. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1651>
- BENCHIMOL M. & PERES C. A. 2015. Edge-mediated compositional and functional decay of tree assemblages in Amazonian forest islands after 26 years of isolation. *J. Ecol.* 103: 408–420. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12371>
- CICUZZA D., THORSTEN K., POULSEN A. D., DELHOTAL T., ABRAHAMCZYK S., PIEDRA H. M., KESSLER, M. 2013. A transcontinental comparison of the diversity and composition of tropical forest understory herbs. *Biodivers. Conserv.* 22: 755–772. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0447-y>

433

434 CLAVERO M., GARCÍA-BERTHOU E. 2006. Homogenization dynamics and introduction  
 435 routes of invasive freshwater fish in the Iberian Peninsula. *Ecol. App.* 16 (6): 2313–2324.  
 436 [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[2313:HDAIRO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[2313:HDAIRO]2.0.CO;2)

437

438 COLLINS C. D., BANKS-LEITE C., BRUDVIG L. A., FOSTER B. L., COOK W. M.,  
 439 DAMSCHEN E. I., ANDRADE A., AUSTIN M., CAMARGO J. L., DRISCOLL D. A.,  
 440 HOLT R. D., LAURANCE W. F., NICHOLLS A. O., ORROCK J. L. 2017. Fragmentation  
 441 affects plant community composition over time. *Ecography* 40: 119–130.  
 442 <https://doi.org/10.1111/ecog.02607>

443

444 DAGA V. S., SKÓRA F., PADIAL A. A., ABILHOA V., GUBIANI E. A., VITULE J. R. S.  
 445 2015. Homogenization dynamics of the fish assemblages in Neotropical reservoirs:  
 446 comparing the roles of introduced species and their vectors. *Hydrobiologia* 746: 327–347.  
 447 <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2032-0>

448

449 DAR P. A., RESHI Z. A. 2014. Components, Processes and Consequences of Biotic  
 450 Homogenization: A Review. *Contemporary Problems of Ecology* 7 (2): 123–136.  
 451 <https://doi.org/10.1134/S1995425514020103>

452

453 DECOCQ G., BEINA D., JAMONEAUA A., GOURLET-FLEURY S., CLOSSET-KOPP, D.  
 454 2014. Don't miss the forest for the trees! Evidence for vertical differences in the response of  
 455 plant diversity to disturbance in a tropical rain forest. *Perspect. Plant. Ecol. Syst.* 16: 279–287.  
 456 <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.09.001>

457

DEIKUMAH J. P., MCALPINE C. A., MARON M. 2014. Biogeographical and taxonomic biases in tropical forest fragmentation research. *Conserv. Biol.* 28: 1522–1531.

<https://doi.org/10.1111/cobi.12348>

FAHRIG L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487–515. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>

FARDILA D., KELLY A. L. T., MOORE, J. L., MCCARTHY M. A. 2017. A systematic review reveals changes in where and how we have studied habitat loss and fragmentation over 20 years. *Biol. Conserv.* 212: 130–138. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.04.031>

FREHSE F. A., BRAGA R. R., NOCERA G. A., VITULE J. R. S. 2016. Nonnative species and invasion biology in a megadiverse country: Scientometric analysis and ecological interactions in Brazil. *Biol. Inv.* 18: 3713–3725. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1260-9>

GOSSNER M. M., LEWINSOHN T. M., KAHL T., GRASSEIN F., BOCH S., PRATI D., BIRKHOFER K., RENNER S. C., SIKORSKI J., WUBET T., ARNDT H., BAUMGARTNER V., BLASER E., BLÜTHGEN N., BÖRSCHIG C., BUSCOT F., DIEKÖTTER T., RÉ JORGE L., JUNG K., KEYEL A. C., KLEIN A. M., KLEMMER S., KRAUSS J., LANGE M., MÜLLER J., OVERMANN J., PAŠALIĆ E., PENONE C., PEROVIĆ D. J., PURSCHKE O., SCHALL P., SOCHER S. A., SONNEMANN I., TSCHAPKA M., TSCHARNTKE T., TÜRKE M., VENTER P. C., WEINER C. N., WERNER M., WOLTERS V., WURST S., WESPHAL C., FISCHER M., WEISSER W. W., ALLAN E. 2016. Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature* 540: 266–269. <https://doi.org/10.1038/nature20575>



483

484 HADDAD N. M., BRUDVIG L. A., CLOBERT J., DAVIES K. F., GONZALEZ A., HOLT  
 485 R. D., LOVEJOY T. E., SEXTON J. O., AUSTIN M. P., COLLINS C. D., COOK W. M.,  
 486 DAMSCHEN E. I., EWERS R. M., FOSTER B. L., JENKINS C. N., KING A. J.,  
 487 LAURANCE W. F., LEVEY D. J., MARGULES C. R., MELBOURNE B. A., NICHOLLS  
 488 A. O., ORROCK J. L., SONG D., TOWNSHEND J. R. 2015. Habitat fragmentation and its  
 489 lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1 (2): 1–9.  
 490 <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>

491

492 HADDAWAY N. R. & PULLIN A. S. 2014. The policy role of systematic reviews: past,  
 493 present and future. *Springer Sci. Rev.* 2: 179–183. <https://doi.org/10.1007/s40362-014-0023-1>

494

495 HARPER K. A., MACDONALD E., BURTON P. J., CHEN J., BROSOFSKE K. D.,  
 496 SAUNDERS S. C., EUSKIRCHEN E. S., ROBERTS D., JAITEH M. S., ESSEN P. 2005.  
 497 Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conserv. Biol.*  
 498 19 (3): 768–782. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00045.x>

499

500 KAPOV V., GANADE G., MATSUI E., VICTORIA R. L. 1993. 9C as an indicator of edge  
 501 effects in tropical rainforest reserves. *J. Ecol.* 81: 425–432. <https://doi.org/10.2307/2261521>

KARP D. S., ROMINGER A. J., ZOOK J., RANGANATHAN J., EHRLICH P. R., DAILY  
G. C. 2012. Intensive agriculture erodes beta-diversity at large scales. *Ecol. Lett.* 15: 963–  
970. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01815.x>

OOSTERHOORN M. & KAPPELLE M. 2000. Vegetation structure and composition along  
an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. *For. Ecol. Manage.*  
126: 291-307. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00101-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00101-2)

LAURANCE W. F. 1991. Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for  
the design of nature reserves. *Biol. Conserv.* 57: 205–219. [https://doi.org/10.1016/0006-](https://doi.org/10.1016/0006-3207(91)90139-Z)  
3207(91)90139-Z

LAURANCE W. F., LOVEJOY T. E. VASCONCELOS H. L., BRUNA M. E., DIDHAM R.  
K., STOUFFER P. C., GASCON C., BIERREGAARD R. O., LAURANCE S. G., SAMPAIO  
E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conserv.*  
*Biol.* 16: 605–628. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01025.x>

LAURANCE W. F., NASCIMENTO H. E., LAURANCE S. G., ANDRADE A., EWERS R.  
M., HARMS K. E., LUIZÃO R. C., RIBEIRO J. E. 2007. Habitat fragmentation, variable  
edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *PloS ONE* 2: e1017.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001017>

LAURANCE W. F., CAMARGO J. L. C., LUIZÃO R. C. C., LAURANCE S. G., PIMM S.  
L., BRUNA E. M., STOUFFER P. C., WILLIAMSON C. B., BENÍTEZ-MALVIDO J.,  
VASCONCELOS H. L., HOUTAN K. S. V., ZARTMAN C. E., BOYLE S. A., DIDHAM R.

- 527 K., ANDRADE A., LOVEJOY T. E. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-  
 528 year investigation. *Biol. Conserv.* 144: 56–67. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.021>  
 529
- 530 LEWIS S. L., EDWARDS D. P., GALBRAITH D. 2015. Increasing human dominance of  
 531 tropical forests. *Science* 349: 827–832. <https://doi.org/10.1126/science.aaa9932>  
 532
- 533 LINDSELL J. A., ERIK K., SIAKA A. M. 2011. The impact of civil war on forest wildlife in  
 534 West Africa: mammals in Gola Forest, Sierra Leone. *Oryx* 45: 69–77.  
 535 <https://doi.org/10.1017/S0030605310000347>  
 536
- 537 LÔBO D., LEÃO T., MELO F. P., SANTOS A. M., TABARELLI M. 2011. Forest  
 538 fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Divers.*  
 539 *Distrib.* 17: 287–296. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00739.x>  
 540
- 541 LORTIE C. J. 2014. Formalized synthesis opportunities for ecology: systematic reviews and  
 542 meta analyses. *Oikos* 123: 897-902. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00970.x>  
 543
- 544 LOVEJOY T. E., RYLANDS A. B., MALCOLM J. R., QUITINELA C. E., HAPER L. E.,  
 545 BROWN JR K. S., POWELL A. H., SHUBART H. O. R., HAYS M. B. Edge and other  
 546 effects of isolation on Amazon forest fragments. *In* M. E. Soulé (eds.). 1986. *Conservation*  
 547 *biology: the science of scarcity and diversity* p. 257–285.  
 548
- 549 MAGNAGO L. F. S., EDWARDS D. P., EDWARDS F. A., MAGRACH A., MARTINS S.  
 550 V., LAURANCE W. F. 2014. Functional attributes change but functional richness is

unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *J. Ecol.* 102: 475–485.

<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12206>

MAGNAGO L. F. S., ROCHA M. F., MEYER L., MARTINS S. V., MEIRA-NETO J. A. A.

2015. Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation

structure in large Atlantic forest fragments. *Biodivers. Conserv.* 24: 2305–2318.

<https://doi.org/10.1007/s10531-015-0961-1>

MAGNAGO L. F. S., MAGRACH A., BARLOW J., SCHAEFER C. E. G. R., LAURANCE

W. F., MARTINS S. V., EDWARDS D. P. 2017. Do fragment size and edge effects predict

carbon stocks in trees and lianas in tropical forests? *Func. Ecol.* 31: 542–552.

<https://doi.org/10.1111/fec.2017.31.issue-2>

MALLETT R., HAGEN-ZANKER J., SLATER R., DUVENDACK M. 2012. The benefits

and challenges of using systematic reviews in international development research. *J. Dev.*

*Effect.* 4: 445–455. <https://doi.org/10.1080/19439342.2012.711342>

MALHI Y., GARDNER T. A., GOLDSMITH G. R., SILMAN M. R., ZELAZOWSKI P.

2014. Tropical forests in the Anthropocene. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 39: 125–159.

<https://doi.org/10.1146/annurev-environ-030713-155141>

MITTERMEIER R. A., MITTERMEIER C. G., GIL P. R., WILSON E. O. 1997.

Megadiversity: Earth's Biologically Wealthiest Nations. (CEMEX).

MCKINNEY M. L. & LOCKWOOD J. L. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol. Evol.* 14: 450–453. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01679-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01679-1)

MURCIA C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol. Evol. Syst.* 10 (2): 58–62. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88977-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88977-6)

MYERS N., MITTERMEIER R. A., MITTERMEIER C. G., FONSECA G. A. B., KENT J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>

NEWBOLD T., HUDSON L. N., HILL S. L. L., CONTU S., GRAY C. L., SCHARLEMANN J. P. W., BÖRGER L., PHILLIPS H. R. P., SHEIL D., LYSENKO I., PURVIS A. 2016. Global patterns of terrestrial assemblage turnover within and among land uses. *Ecography* 39: 1–13. <https://doi.org/10.1111/ecog.01932>

OLDEN J. D. & POFF N. L. 2003. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *Am. Nat.* 162: 442–460. <https://doi.org/10.1086/378212>

OLDEN J. D., POFF N. L., DOUGLAS M. R., DOUGLAS M. E., FAUSCH, K. D. 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends Ecol. Evol.* 19: 18–24. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.010>

OLDEN J. D. & ROONEY T. P. 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Glob. Ecol. Biogeogr* 15: 113–120. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00214.x>

- OLDEN J. D. 2006 Biotic homogenization, a new research agenda for conservation biogeography. *J. Biogeogr.* 33: 2027–2039. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01572.x>
- OLDEN, J. D., COMTE L., GIAM X. 2018. The Homogocene: a research prospectus for the study of biotic homogenization. *NeoBiota* 37: 23–36. <https://doi.org/10.3897/neobiota.37.22552>
- PASION B. O., ROEDER M., LIU J., YASUDA M., CORLETT R. T., SLIK J. W. F., TOMLINSON K. W. 2018. Trees represent community composition of other plant lifeforms, but not their diversity, abundance or responses to fragmentation. *Scientific Reports* 8:11374. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-29635-9>
- PFEIFER M., BURGESS N. D., SWETNAM R. D., PLATTS P. J., WILLCOCK S., MARCHANT R. 2012. Protected areas: mixed success in conserving East Africa's evergreen forests. *PLoS ONE* 7(6): e39337. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039337>
- PULLIN A. S. & KNIGHT T. M. 2009. Doing more good than harm—building an evidence-base for conservation and environmental management. *Biol. Conserv.* 142: 931–934. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.01.010>
- PÜTTKER T., BUENO A. D. A., PRADO P. I., PARDINI R. 2015. Ecological filtering or random extinction? Beta-diversity patterns and the importance of niche-based and neutral processes following habitat loss. *Oikos* 124: 206–215. <https://doi.org/10.1111/oik.01018>

- 622 R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2016. R: A language and environment for statistical  
 623 computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.  
 624
- 625 RAHEL F. J. 2002. Homogenization of freshwater faunas. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33: 291–315.  
 626 <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150429>  
 627
- 628 RIBEIRO M. C., METZGER J. P., MARTENSEN A. C., PONZONI F. J., HIROTA M. M.  
 629 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest  
 630 distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 142: 1144–1156.  
 631 <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>.  
 632
- 633 SANTO-SILVA E. E, ALMEIDA W. R., TABARELLI M., PERES C. A. 2016. Habitat  
 634 fragmentation and the future structure of tree assemblages in a fragmented Atlantic forest  
 635 landscape. *Plant Ecol.* 217: 1129–1140. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0638-1>  
 636
- 637 SFAIR J. C., ARROYO-RODRÍGUEZ A., SANTOS B. A., TABARELLI M. 2016.  
 638 Taxonomic and functional divergence of tree assemblages in a fragmented tropical forest.  
 639 *Ecol. Appl.* 26 (6): 1816–1826. <https://doi.org/10.1890/15-1673.1>  
 640
- 641 SOLAR R. R. C., BARLOW J., FERREIRA J., BERENGUER E., LEES A. C., THOMSON  
 642 J. R., LOUZADA J., MAUÉS M., MOURA N. G., OLIVEIRA V. H. F., CHAUL J. C. M.,  
 643 SCHOEREDER J. H., VIEIRA I. C. G., NALLY R. M., GARDNER T. A. 2015. How  
 644 pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? *Ecol. Lett.*  
 645 18: 1108–1118. <https://doi.org/10.1111/ele.12494>

- 646 STEFFEN W., RICHARDSON K., ROCKSTROM J., CORNELL S. E., FETZER I.,  
 647 BENNETT E. M., BIGGS R., CARPENTER S. R., DE VRIES W., WIT C. A. de, FOLKE  
 648 C., GERTEN D., HEINKE J., MACE G. M., PERSSON L. M., RAMANATHAN V.,  
 649 REYERS B., SORLIN S. 2015. Planetary boundaries: guiding human development on a  
 650 changing planet. *Science* 347: 347–736. <https://doi.org/10.1126/science.1259855>  
 651
- 652 TABARELLI M., PERES C. A., MELO F. P. L. 2012. The ‘few winners and many losers’  
 653 paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biol. Conserv.* 155:  
 654 136–140. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.020>  
 655
- 656 TAUBERT F., FISCHER R., GROENEVELD J., LEHMANN S., MÜLLER M. S., RÖDIG  
 657 E., WIEGAND T., HUTH A. 2018. Global patterns of tropical forest fragmentation. *Nature*  
 658 554 (7693): 519–522. <https://doi.org/doi:10.1038/nature25508>  
 659
- 660 TCHOUTO M. G. P., DE BOER W. F., DE WILDE J. J. F. E., VAN DER MAESEN L. J. G.  
 661 2006. Diversity patterns in the flora of the Campo-Ma’an rain forest. Cameroon: do tree  
 662 species tell it all? *Biodivers. Conserv.* 15: 1353–1374. [https://doi.org/10.1007/s10531-005-](https://doi.org/10.1007/s10531-005-5394-9)  
 663 5394-9  
 664
- 665 TSCHARNTKE T., TYLIANAKIS J. M., RAND T. A., DIDHAM R. K., FAHRIG L.,  
 666 BATÁRY P., BENGTSSON J., CLOUGH Y., CRIST T. O., DORMANN C. F., EWERS R.  
 667 M., FRUND J., HOLT R. D., HOLZSCHUH A., KLEIN A. M., KLEIJN D., KREMEN C.,  
 668 LANDIS D. A., LAURANCE W. F., LINDENMAYER D., SCHERBER C., SODHI N.,  
 669 STEFFAN-DEWENTER I., THIES C., VAN DER PUTTEN W. H., WESTPHAL C. 2012.



Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol. Rev.* 87: 661–685. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x>

THIER O. & WESENBERG J. 2016. Floristic composition and edge-induced homogenization in tree communities in the fragmented Atlantic rainforest of Rio de Janeiro, Brazil. *Tropical Conservation Science* 9: 852–876. <https://doi.org/10.1177/194008291600900217>

THOMAS J. W. MASER C., RODIEK J. E. Edges. *In* THOMAS J. W. (eds.). 1979. *Wildlife habitats in managed forests: the Blue Mountains of Oregon and Washington U.S.*, p. 48-59.

TUCKER C. M., CADOTTE M. W., CARVALHO S. B., DAVIES T. J., FERRIER S., FRITZ S. A., GRENYER R., HELMUS M. R., JIN L. S., MOOERS A. O., PAVOINE S., PURSCHKE O., REDDING D. W., ROSAUER D. F., WINTER M., MAZEL F. 2017. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biol. Rev.* 92: 698–715. <https://doi.org/10.1111/brv.12252>

VITULE J. R. S., SKÓRA F., ABILHOA V. 2012. Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Divers. Distrib.* 18: 111–120. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00821.x>

ZWIENER V. P., LIRA-NORIEGA A., GRADY C. J., PADIAL A. A., VITULE J. R. S. 2018. Climate change as a driver of biotic homogenization of woody plants in the Atlantic Forest. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27: 298–309. <https://doi.org/10.1111/geb.12695>

## CAPÍTULO II\*

### EFFECTS OF FRAGMENTATION AND BIOTIC HOMOGENIZATION ON UNDERSTORY PLANT COMMUNITIES IN THE ATLANTIC FOREST

\*Capítulo formatado de acordo com as normas da revista *BIOTROPICA*

**Effects of fragmentation and biotic homogenization on understory plant communities in the Atlantic Forest**

Jean M. F. Kramer<sup>1,2,\*</sup>

Jhêssica L. Bald<sup>2</sup>

Jaqueline de Lima Pessato<sup>2</sup>

Fabiane Maziero Kupas<sup>2</sup>

Carina Kozera<sup>2</sup>

Victor P. Zwiener<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal do Paraná (UFPR), Setor de Ciências Biológicas. Avenida Coronel Francisco Heraclito dos Santos, nº 100, CEP 81530-900, Jardim das Américas, Curitiba, Paraná, Brasil.

<sup>2</sup>Departamento de Biodiversidade, Universidade Federal do Paraná (UFPR), Setor Palotina. Rua Pioneiro, nº 2153, CEP 85950-000, Jardim Dallas, Palotina, Paraná, Brasil.

\*Corresponding author: jeanfreitagkramer@gmail.com

**FRAGMENTATION EFFECTS ON UNDERSTORY COMMUNITIES**

**ABSTRACT**

Humans impacts on Earth have led to fragmentation and loss of tropical forests, with drastic changes to biodiversity. Edge formation is one of the most detrimental consequences of forest fragmentation. Here we investigated effects of fragmentation and edge formation on the

community structure and beta diversity of shrubs and herbs species to assess potential links with biotic homogenization of understory communities in the Atlantic Forest of southern Brazil. Shrub and herb species were sampled in a nested design with plots allocated in the interior and edge of three forest fragments. We assessed the variation in community structure, composition and partitioned beta diversity into turnover and nestedness components. Additionally, we inferred about the replacement of specialist by generalist comparing the geographic distributions of species sampled at the sites. Our results revealed directional patterns and significant differences in species composition across fragments and sites (edge and interior). Species richness was higher in the interior of fragments and turnover was the most representative component of beta diversity. Consistent with homogenization, most species were widely distributed across Brazil and differences among distribution patterns were particularly relevant for shrub species. We advocate that variation of beta diversity in human modified tropical landscapes should be explicitly linked with the scale in which patterns are assessed, given that differences across spatio-temporal scales can indicate processes of homogenization or differentiation of communities, and consequently affect decision making and conservation efforts.

**Key words:** biotic homogenization; edge effect; human modified tropical landscapes; spatial scale; species turnover.

## **RESUMO**

Os impactos humanos na Terra levam à fragmentação e à perda de florestas tropicais com drásticas mudanças para biodiversidade. A formação de bordas é uma das consequências mais prejudiciais da fragmentação florestal. Aqui nós investigamos efeitos da fragmentação e

formação de bordas na estrutura da comunidade e diversidade beta de espécies arbustivas e herbáceas para avaliar potenciais ligações com homogeneização biótica em comunidades de sub-bosque na Mata Atlântica no Sul do Brasil. As espécies arbustivas e herbáceas foram amostradas em um desenho aninhado com parcelas instaladas no interior e na borda de três fragmentos florestais. Nós avaliamos a variação na estrutura da comunidade, composição e diversidade beta, divididas em componentes de turnover (troca) e aninhamento. Além disso, nós inferimos sobre a substituição de espécies especialistas por espécies generalistas comparando a distribuição geográfica das espécies amostradas nos locais. Os nossos resultados revelaram padrões direcionais e diferenças significativas na composição de espécies entre os fragmentos e locais (borda e interior). A riqueza de espécies foi maior no interior dos fragmentos e o turnover foi o componente mais representativo da diversidade beta. Consistente com a homogeneização, a maioria das espécies foi amplamente distribuídas em todo o Brasil e as diferenças entre os padrões de distribuição foram particularmente relevantes para as espécies arbustivas. Defendemos que a variação da diversidade beta em paisagens tropicais modificadas pelo homem deve ser explicitamente ligada à escala na qual os padrões são avaliados, dado que as diferenças entre escalas espaço-temporais podem indicar processos de homogeneização ou diferenciação de comunidades e consequentemente afetar a tomada de decisão e esforços para conservação.

**Palavras-chaves:** homogeneização biótica; efeito de borda; paisagens tropicais modificadas pelo homem; escala espacial; turnover de espécies.

THE WIDESPREAD HUMAN ACTIONS AND MODIFICATIONS OF NATURAL ECOSYSTEMS have led to fragmentation and loss of tropical forests, directly affecting biodiversity worldwide (Malhi et al., 2014; Newbold et al., 2015; Newbold et al., 2016).

Fragmentation and habitat loss have so far been recognized as major drivers of biodiversity loss (Haddad et al., 2015; Wilson et al., 2016). In addition to area reduction and patch isolation, the formation of edges is one of the most detrimental effects of forest fragmentation that may lead to the loss of biodiversity and functionality in forest ecosystems (Fahrig, 2003; Harper et al., 2005; Haddad et al., 2015; Wilson et al., 2016). With the formation of edges forest habitats become exposed to conditions of surrounding ecosystem leading to replacement of forest specialist by generalist or pioneer species, promoting losses in species richness, changes in community structure and shifts in forest dynamics (Tabarelli et al., 2010; Lôbo et al., 2011; Magnago et al., 2014; Santo-Silva et al. 2016). Such changes may ultimately result in the transition of plant communities near forest edges to an early-successional state (Tabarelli, Lopes & Peres, 2008; Putz et al., 2011; Santo-Silva et al. 2015) and lead to biotic homogenization along forest edges (Lôbo et al., 2011; Tabarelli, Peres & Melo, 2012).

Biotic homogenization (BH) has been recognized as a human driven process contributing to the current loss of beta diversity and biodiversity crisis (Olden & Rooney, 2006; Anderson et al., 2011; McGill et al., 2015; Socolar et al., 2016; Olden et al., 2018). Land use changes and forest fragmentation can be major drivers of the homogenization of tropical assemblages worldwide (Haddad et al., 2015; Solar et al., 2015; Newbold et al., 2016; Newbold et al., 2018), in which widespread generalist species adapted to human modified landscapes, gradually replace local endemics, decreasing beta diversity over space and time (McKinney & Lockwood, 1999; Olden & Poff, 2003; Olden & Rooney, 2006). BH can also lead to a lower resilience of communities to environmental changes and alter food-web structure, which has become increasingly worrisome in face of climate changes (Olden et al. 2004; Vellend et al., 2017; Zwiener et al., 2018). Temporal changes in beta diversity has been

a metric broadly used to quantified biotic homogenization among communities worldwide (Olden & Rooney, 2006; Socolar et al., 2016; Olden et al., 2018).

Tropical forests maintain the highest diversity on Earth, however, there is an increasing fraction of tropical biodiversity living in human modified landscapes, mostly surrounded by agricultural lands (Gibson et al., 2011; Arroyo-Rodríguez et al., 2015; Farah et al., 2017). Human activities often generate novel landscapes, with various changes to diversity levels (Solar et al., 2015; Socolar et al., 2016). The variation of local assemblages across space and time (i.e., beta diversity) has been attracting attention of ecologist for centuries (Clements, 1916; Gleason, 1926; Anderson et al., 2011; Arroyo-Rodríguez et al., 2013; Viana et al., 2016; König, Weigelt & Kreft, 2016). A perspective based on beta diversity is particularly important in the context of assemblage multifunctionality (Socolar et al., 2016; Mori, Isbell & Seidl, 2018). Beta diversity has also been considered as an essential metric to describe patterns in regional biodiversity and contribute to conservation planning (Arroyo-Rodríguez et al., 2013; Socolar et al., 2016; Mori, Isbell & Seidl, 2018). It is well-known that beta diversity reflect two different phenomena: species turnover, which consists in the replacement of species from one site to another but not necessarily implying in variation of the number of species (Baselga, 2010) and nestedness, which consists in species loss or gain, resulting in the elimination or addition of species in only one of the sites, leading to the poorest community being a subset of the richest one (Baselga, 2010; Baselga & Orme, 2012; Legendre, 2014). The assessment of the relative contribution of these two components that generate beta diversity is important to understand the processes that maintain and structure ecological communities (Socolar et al., 2016; Soininen, Heino & Wang, 2017; Mori, Isbell & Seidl, 2018).

Most tropical forests studies focus on trees, but the understory is also directly affected by fragmentation and edge formation. Despite understudied, shrubs and herbs, play an

important role in the dynamics of forest communities and even account for an important part of the total number of species (Tchouto et al., 2006; Cicuzza et al., 2013; Andrade et al., 2015; Lima et al., 2015). Overstory and understory communities respond differently to human disturbances such as fragmentation (Decocq et al., 2014; Pasion et al., 2018), while trees reflect the accumulation of historical changes, shrubs and herbs are more sensitive to habitat loss and alterations of the landscape structure (Metzger et al., 2009; Decocq et al., 2014; Lima et al., 2015; Pasion et al., 2018). Therefore, assessments of shrubs and herbs are important to understand and measure human impacts on tropical ecosystems, complementing knowledge of forest assemblages and plant diversity (Decocq et al., 2014; Andrade et al., 2015; Lima et al., 2015; Benchimol et al., 2017).

The Atlantic Forest is one intensively fragmented biome, due especially to expansion of agricultural areas, urbanization and tree logging (Joly, Metzger & Tabarelli 2014; Haddad et al., 2015). However, such highly impacted forests still remain as one of the richest ecosystems in the world, qualifying as a *biodiversity hotspot* with high levels of endemism (Myers et al., 2000; Zappi et al., 2015). Originally extending over 150 million hectares and today with approximately 28% of its original extent remaining, distributed mostly in small and isolated patches (Rezende et al. 2018). These remaining patches show an average distance of 1500 m and virtually half of remnant vegetation is within 100 m from the nearest edge (Ribeiro et al., 2009; Haddad et al., 2015). Here we evaluated potential effects of fragmentation and edge formation on the biodiversity of shrub and herbaceous species in the Atlantic Forest of southern Brazil. More specifically, we compared the variation in community composition, structure, turnover and nestedness components of beta diversity, and geographic distribution of species occurring in the edge and interior of fragments to assess potential effects of biotic homogenization on understory plant communities.

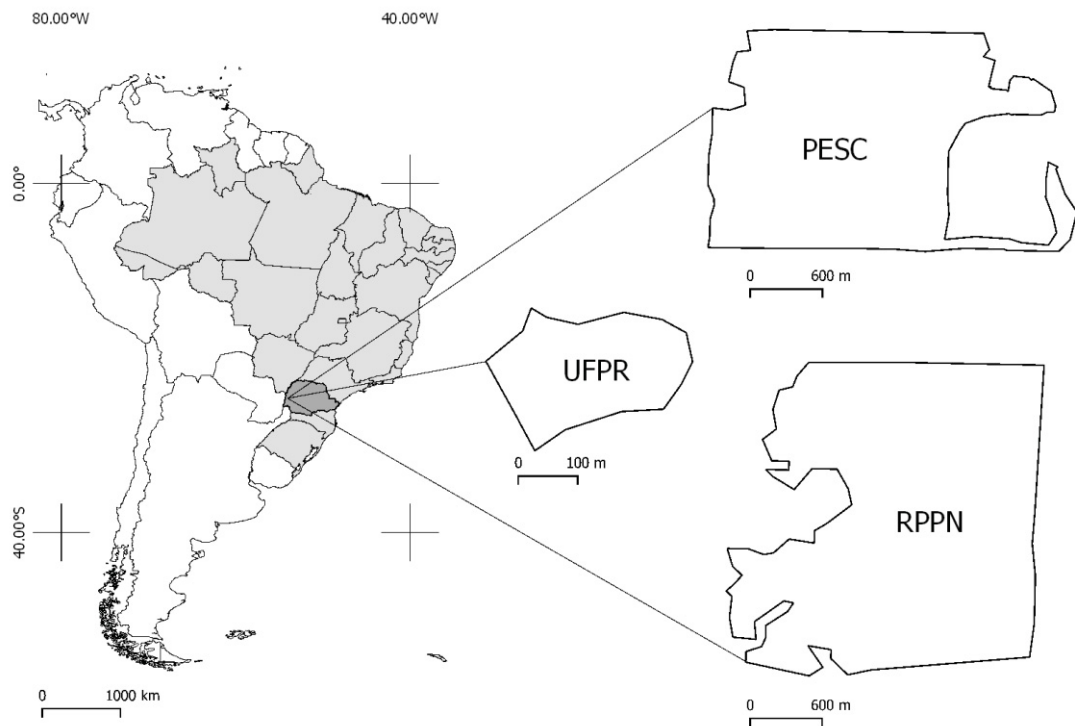


## 1. METHODS

### 1.1 Study sites

The study was carried out in three forest fragments: one urban fragment and two protected areas located in the state of Paraná, southern Brazil (Fig. 1). The region is part of the Atlantic Forest *biodiversity hotspot* and the dominant phytogeographic unit is the Semideciduous Seasonal Forest. Regional climate, according to Köppen's classification, is subtropical mesothermic (Cfa) characterized by hot summers and occasional frosts during the winter. The annual precipitation varies between 1600 and 2000 mm (Alvares et al., 2013).

Urban fragment is located within the campus of Universidade Federal do Paraná (hereafter UFPR), in Palotina (24°17'34" S; 53°50'32" W) with approximately 4 ha. The second fragment is a state protected area called Parque Estadual São Camilo (hereafter PESC) also in Palotina (24°18'50" S; 53°55'02" W) with approximately 385 ha and the third fragment is a private protected area Fazenda Açú (hereafter RPPN) located in Terra Roxa (24°11'17" S; 53°58'01" W) with approximately 484 ha. These fragments are composed by secondary forests, submitted to selective logging in previous decades. The landscape in which UFPR is located is mainly comprised of buildings and urban areas with some scattered trees (anthropic matrix), whereas in PESC and RPPN the landscape is largely composed by agriculture.



**FIGURE 1.** Studied fragments in southern Brazil.

## 1.2 Sampling design

Understory plant community was sampled using fixed area plots (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974), with dimensions of 5x5m (25 m<sup>2</sup>) for shrubs and 1x1m (1 m<sup>2</sup>) for herbaceous species (herbs) that were positioned in the right upper corner within shrub plots. Twenty plots were installed per fragment, of which 10 were allocated in the interior and 10 in the edge of the fragments, totaling 500 m<sup>2</sup> per fragment. All shrubs and herbs, regardless of size, were sampled inside each sample unit. Data from the interior plots of UFPR was sampled in 2015 by Kupas and Pessato, whereas the edge of UFPR and others plots from PESCA and RPPN were sampled in 2017-2018.

We measured the number of individuals, height and average cover (only for herbs) in each sampling unit. The species were collected, identified and when necessary sent to specialists for confirmation. Posteriorly, the material was stored in the herbarium of Universidade Federal do Paraná in Palotina (Herbarium HCP). Botanical classification followed APG IV system (APG, 2016). To check potential misspelling and taxonomic inconsistencies we consulted The Missouri Botanical Garden ([www.tropicos.org](http://www.tropicos.org)) and Flora do Brasil 2020 (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br>).

### 1.3 Data analysis

We described and compared community structure with the importance value index (hereafter IVi) (Boldrini & Miotto, 1987; Moro & Martins, 2011). The IVi considers the density, frequency and cover, resulting in an integrated overview of community structure that was used to synthesize the data from each fragment and site (edge and interior). The index is calculated for the shrub component as follows:

$$IVi = RD + RF$$

Where RD refers to relative density of the specie and RF to relative frequency. Whereas, the equation for herb component considers cover instead of density:

$$IVi = RF + RC$$

Where RF refers to relative frequency and RC to relative cover (Boldrini & Miotto, 1987; Moro & Martins, 2011)

To assess similarities in species composition and community structure among the fragments and sites, we used a cluster analysis (UPGMA) with two types of data: total number of individuals (abundance) and IVi. Abundance data was logarithmized prior to the analysis. Bray-Curtis dissimilarity was used for abundance data and Euclidean distance for IVi data. To evaluate the representativeness of the cluster in relation to the original data, we employed the cophenetic correlation coefficient (Legendre & Legendre, 2012) and to validate the number of groups we used two stability metrics: the average proportion of non-overlap (APN) and the average distance between means (ADM). These measures evaluate the clustering result removing one column at a time and comparing with the observed results (Datta & Datta, 2006). APN measures the average proportion of observations not placed in the same cluster, while ADM measures the average distance between cluster centers for observations placed in the same cluster. Values should be minimized and the number of groups that presented the best scores in both methods were taken as valid (Datta & Datta, 2006; Brock et al., 2008).

Differences in species composition were tested using Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA), where two factors were considered: *fragment* (UFPR, PESC and RPPN) and *site* (edge and interior). Both factors were considered fixed, with *site* nested within *fragment*. Before the analysis, shrub data were transformed into a log scale and Bray-Curtis distance matrix was used. For herbs, we transformed cover data into presence/absence and used Jaccard distance matrix (Anderson, 2001; Anderson, 2005). Statistical significance was assessed with 9999 permutations for the full model and for pairwise comparisons when a given factor was significant. The analysis was performed in the program PERMANOVA v. 1.6 (Anderson, 2005). Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS) was used for reduction the dimensions and to visualize composition differences on communities among fragments and sites.

To assess the influence of turnover and nestedness in community compositional dissimilarities, we used beta diversity partitioning (Baselga, 2010; Legendre, 2014). Beta diversity was calculated and partitioned into nestedness and turnover components, using *betapart* package in R (Baselga & Orme, 2012). Shrubs and herbs data were transformed into binary matrices prior to the analyses and beta diversity partition was estimated with Sørensen ( $\beta_{sor}$ ) dissimilarity index.

To compare the assemblage of species among fragments and site (edge and interior) in terms of geographic distribution amplitude we created the following categories: (i) narrow distribution, as species occurring only in the Atlantic Forest; (ii) intermediate distribution, species occurring in two Brazilian biomes; (iii) wide distribution, species occurring in three or more Brazilian biomes. Information about species occurrence in the Brazilian biomes was obtained online through Flora do Brasil 2020 (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br>). Pearson's Chi-squared Test for Count Data (Agresti, 2007) was used to compare species frequency and number within each geographic category among the studied fragments and sites. The analyses were performed in R (R Core Team, 2016).

## 2. RESULTS

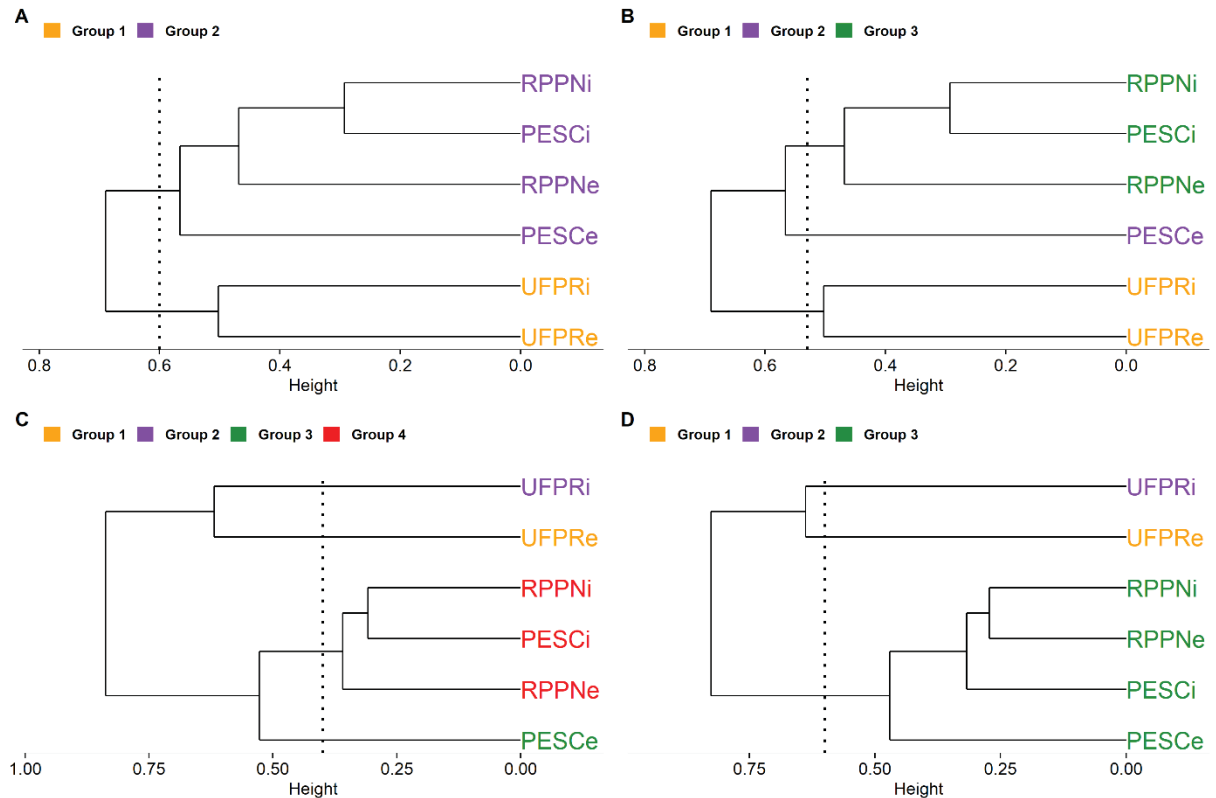
### 2.1 Community composition and structure

We recorded 1111 individuals from 26 botanical families and 53 species, of which 35 were shrubs and 18 herbs. We recorded three exotic species in the sampling: one shrub, *Petiveria tetrandra* Gomes and two herbs, *Epipremnum aureum* (Linden & André) Buntin and *Syngonium podophyllum* H. W Schott. *P. tetrandra* and *S. podophyllum* were registered in isolated points in the fragments, while *E. aureum* had a huge presence at UFPR, both for edge

and interior sites. *Epipremnum aureum* is an invasive species worldwide, especially in tropical and subtropical regions (Moodley, Proches & Wilson, 2017). Regarding the relative contribution of shrub species to community structure, *Piper amalago* L. was the most abundant and important species in four sites (PESC edge and interior, and RPPN edge and interior) with the greatest IVi in these sites. Regarding to herbs species contribution to community structure, *E. aureum* was the most important species in UFPR (edge and interior) with the greatest IVi, *Ctenitis submarginalis* (Langsd. & Fisch.) was the most important in PESC and RPPN interior, *Maranta sobolifera* L. Andersson at PESC edge and *Pharus lappulaceus* Aubl. at RPPN edge.

Cluster analyses based on shrub species abundance and IVi obtained strong cophenetic correlation ( $r=0.92$  and  $r=0.90$  respectively). The six sites were classified into two valid groups based on species abundance and stability measures ( $APN=0$  and  $ADM=0$ ). Group 1 containing the edge and interior of the urban fragment (UFPR) and group 2 corresponding to edge and interior sites from the protected areas (PESC and RPPN) (Fig. 2 – A). Regarding the cluster based on IVi, the six sites were classified into three valid groups ( $APN=0.0238$  and  $ADM=0.6837$ ). Group 1 containing the edge and interior of UFPR, group 2 with PESC edge and group 3 corresponding to the sites with highest sampled richness (Fig. 2 – B).

Cluster analyses based on herb presence and IVi also obtained strong cophenetic correlation ( $c=0.98$  and  $c=0.97$  respectively). The six sites were classified into four valid groups based on species presence and stability measures ( $APN=0$  and  $ADM=0$ ). Group 1 containing the edge of UFPR, group 2 corresponding to UFPR interior, group 3 with PESC edge and group 4 corresponding to PESC interior, RPPN interior and RPPN edge (Fig. 2 – C). Regarding the cluster based on IVi, the six sites were classified into three valid groups ( $APN=0.0494$  and  $ADM=0.5875$ ). Group 1 containing the edge of UFPR, group 2 with UFPR interior and group 3 corresponding to edge and interior of PESC and RPPN (Fig. 2 – D).



**FIGURE 2.** Clusters dendrograms based on log of shrub species abundance (A), herbs presence/absence data (C) and species IVi (B=shrubs; D=herbs) in Atlantic Forest fragments from southern Brazil. The lower-case letter next to site codes denote plots from forest interior (i) and edge (e). Dotted lines represent the approximate cut height.

We found differences in species composition of shrubs among fragments and sites (Table 1), and pairwise comparisons indicated that species composition differed between edge and interior sites in all fragments (Table 2). NMDS ordination allowed a visualization of these differences (Fig. 3). Due to low variability and high frequency of plots with no herb occurrence it was not possible to fit a PERMANOVA and NMDS ordination with these data.

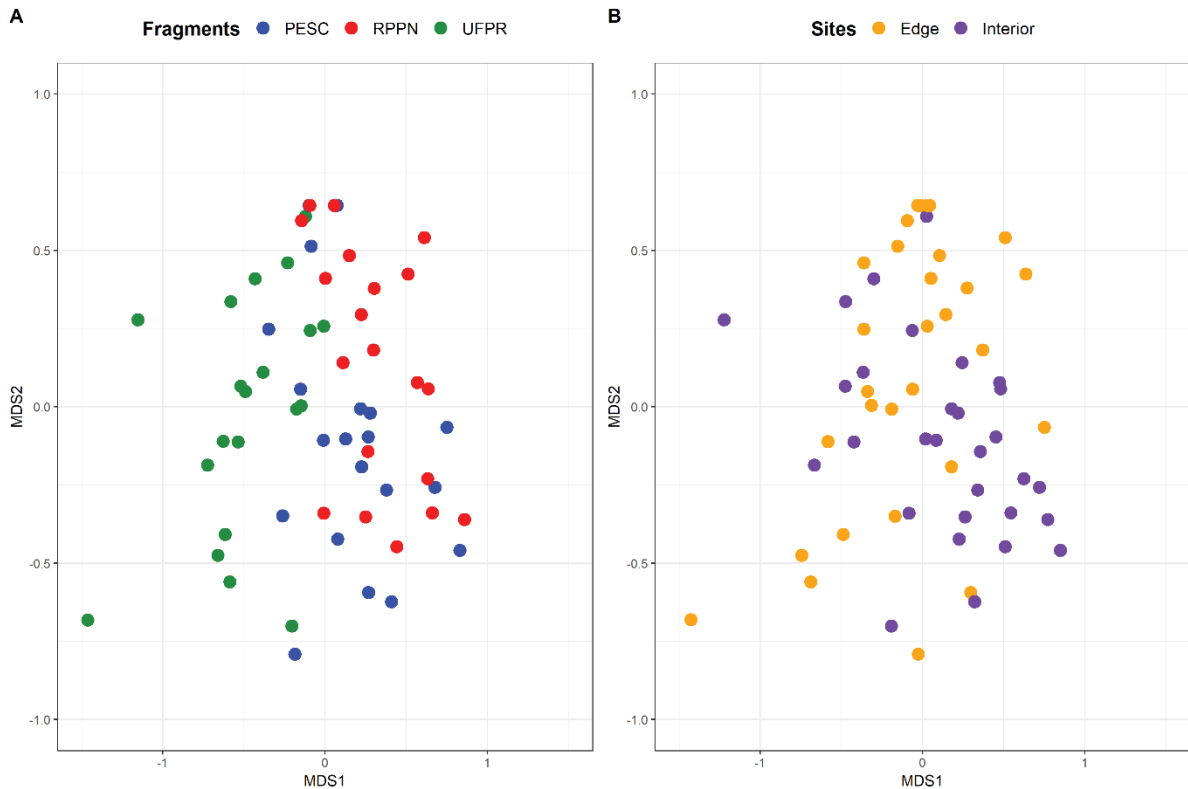
**Table 1.** PERMANOVA analysis testing differences in species composition based on log of abundance data and Bray-Curtis dissimilarity. All factors were considered fixed and “Sites” with two levels (edge and interior) was nested within “Fragment”.

|                 | <b>Df</b> | <b>SS</b>   | <b>MS</b>  | <b>F</b> | <b><i>p</i> value</b> |
|-----------------|-----------|-------------|------------|----------|-----------------------|
| <b>Fragment</b> | 2         | 28347.1063  | 14173.5532 | 9.1211   | 0.0001                |
| <b>Sites</b>    | 3         | 34910.0426  | 11636.6809 | 7.4886   | 0.0001                |
| <b>Residual</b> | 54        | 83911.8205  | 1553.9226  |          |                       |
| <b>Total</b>    | 59        | 147168.9694 |            |          |                       |

**Table 2.** Pairwise comparisons of shrub species composition between edge and interior within studied fragments.

| <b>Fragments</b> | <b>t</b> | <b><i>p</i> value</b> |
|------------------|----------|-----------------------|
| UFPR             | 2.1335   | 0.0007                |
| PESC             | 2.8044   | 0.0001                |
| RPPN             | 3.5328   | 0.0001                |





**FIGURE 3.** Non-metric Multidimensional Scaling plot showing differences in shrub species composition among studied fragments (A) and sites (B). Stress=0.21.

## 2.2 Richness, beta diversity partitioning and species distribution

Species richness varied among the fragments and sites, with overall higher values in the interior of fragments, particularly at PESC and RPPN. UFPR presented the lowest richness compared to the other fragments and obtained the same values for edge and interior (11 species). Changes in species composition were also observed with beta diversity partitioning and the turnover was the most representative component, accounting for most variation in species composition among all sites (Table 3 and 4). Nestedness explained a higher proportion of variation only at RPPN when the dissimilarity in species composition between edge and interior was compared.

**Table 3.** Richness of shrub and herb species in Atlantic Forest fragments and beta diversity partitioning among fragments based on Sørensen dissimilarity index.

| Life form | Richness |      |      | Common species | $\beta_{\text{sor}}$ | $\beta_{\text{sim}}$ | $\beta_{\text{nes}}$ |
|-----------|----------|------|------|----------------|----------------------|----------------------|----------------------|
|           | UFPR     | PESC | RPPN |                |                      |                      |                      |
| Shrub     | 15       | 23   | 20   | 4              | 0.58                 | 0.51                 | 0.07                 |
| Herb      | 7        | 10   | 14   | 3              | 0.53                 | 0.38                 | 0.15                 |

$\beta_{\text{sor}}$  is the total beta diversity,  $\beta_{\text{sim}}$  is the turnover component and  $\beta_{\text{nes}}$  is the nestedness component.

**Table 4.** Richness of shrub and herb species in Atlantic Forest fragments and beta diversity partitioning between edge and interior of each fragment based on Sørensen dissimilarity index.

| Life form | Fragment | Richness |          | Common species | $\beta_{\text{sor}}$ | $\beta_{\text{sim}}$ | $\beta_{\text{nes}}$ |
|-----------|----------|----------|----------|----------------|----------------------|----------------------|----------------------|
|           |          | Edge     | Interior |                |                      |                      |                      |
| Shrub     | UFPR     | 11       | 11       | 7              | 0.36                 | 0.36                 | 0.00                 |
| Herb      | UFPR     | 4        | 4        | 1              | 0.75                 | 0.75                 | 0.00                 |
| Shrub     | PESC     | 11       | 20       | 8              | 0.48                 | 0.27                 | 0.21                 |
| Herb      | PESC     | 6        | 8        | 4              | 0.42                 | 0.33                 | 0.09                 |
| Shrub     | RPPN     | 10       | 18       | 9              | 0.35                 | 0.10                 | 0.25                 |
| Herb      | RPPN     | 11       | 12       | 9              | 0.21                 | 0.18                 | 0.03                 |

$\beta_{\text{sor}}$  is the total beta diversity,  $\beta_{\text{sim}}$  is the turnover component and  $\beta_{\text{nes}}$  is the nestedness component.

Pearson's Chi-squared Test showed significant variation in species frequency and number within each geographic distribution category among our studied fragments and sites. The majority of species presented a wide distribution on Brazilian territory, occurring at least

in three Brazilian biomes. Most significant differences were found with shrubs species distributions specially at RPPN and in the interior of studied fragments (Table 5 and 6).

**Table 5.** Pearson's Chi-squared test results based on species frequency and number within each geographic distribution category and fragments.

| Life form | Fragment | Narrow | Intermediate | Wide | df | <i>p</i> value |
|-----------|----------|--------|--------------|------|----|----------------|
| Shrub     | UFPR     | 3      | 4            | 13   | 2  | 0.0105         |
|           | PESC     | 6      | 11           | 14   | 2  | 0.2058         |
|           | RPPN     | 7      | 3            | 18   | 2  | 0.0015         |
| Herb      | UFPR     | 2      | 0            | 6    | 2  | 0.0302         |
|           | PESC     | 2      | 4            | 8    | 2  | 0.1353         |
|           | RPPN     | 8      | 4            | 11   | 2  | 0.2001         |

**Table 6.** Pearson's Chi-squared test results based on species frequency and number within each geographic distribution category and sites.

| Life form | Sites    | Narrow | Intermediate | Wide | df | <i>p</i> value |
|-----------|----------|--------|--------------|------|----|----------------|
| Shrub     | Edge     | 7      | 7            | 18   | 2  | 0.0227         |
|           | Interior | 9      | 11           | 27   | 2  | 0.0020         |
| Herb      | Edge     | 5      | 4            | 12   | 2  | 0.0662         |
|           | Interior | 7      | 4            | 13   | 2  | 0.0724         |

### 3. DISCUSSION

Our results highlight that the studied fragments have distinct species assemblages that differ regarding structural organization. Here we pointed out the importance of beta diversity

to maintain understory species in human-modified tropical landscapes. We also highlight that changes in beta diversity at local scales may not reflect patterns in the geographic distribution of species at broad scales, as such, potential effects of biotic homogenization on ecological communities need to be assessed in multiple scales to a better understanding of the mechanisms that threat biodiversity in tropical ecosystems.

### 3.1 Community composition and structure

Despite the occasional presence of exotic species, sites were mostly composed by natives. However, the recorded species are relatively common in the region (Estevan, Vieira & Gorenstein, 2016; Gris & Temponi, 2017; Dettke et al., 2018) and in different forest formations of Atlantic Forest (Eisenlohr & Oliveira-Filho, 2015; Lima et al. 2015). As expected, we found some species that contributed to similarity among sites, such as *Piper amalago* L, an animal-dispersed species with a widespread distribution across Atlantic Forest (Quijano-Abril, Callejas-Posada & Miranda-Esquivel, 2006). We also found species that occur only in one of the sites and contribute to differentiation, such as *Psychotria astrellantha* Wernham, *Manihot grahamii* Hooker and *Cestrum strigillatum* Ruiz & Pav.

Despite the low number of exotic species, the presence of some highly invasive species may impose threats to local biodiversity and ecosystem functioning. For instance, the invasive species *Epipremnum aureum* had a huge presence and invasion at UFPR, both for edge and interior sites. *E. aureum* is widely used for ornamentation in subtropical and tropical regions worldwide (Moodley, Proches & Wilson, 2016; Moodley, Proches & Wilson, 2017). This species is mainly dispersed vegetatively and rarely flowers in wild habitats (Moodley, Proches & Wilson, 2016; Moodley, Proches & Wilson, 2017). However, humans contribute significantly to the spread of *E. aureum*, by dumping their garden waste in unmanaged spaces,

parks and natural areas (Moodley, Proches & Wilson, 2017). It is clear that anthropogenic disturbances, such as fragmentation and urbanization, aggravate the threat of *E. aureum* and overall contribute to habitat degradation and biodiversity erosion, given that invasive species establish more frequently in disturbed habitats (Didham et al., 2005; McKinney 2006; Gong, Chen & Yu 2013). Once an exotic species has been introduced and becomes established, preventing its spread through containment or eradication becomes a priority, but removal and control of well-established invasive species such as *E. aureum* is complex and difficult, since it can trigger the dominance of previously suppressed species (Simberloff et al. 2013; Moodley, Proches & Wilson, 2017).

Cluster dendrograms and NMDS revealed some differences in species composition and structure across fragments and sites. The groups indicated a similarity between PESC and RPPN (Fig. 2). The disturbance history, small size of fragment, relative isolation that comes from urban matrix and presence of exotic species are potentially responsible for the differences in community composition and structure (Putz et al., 2011; Andrade et al., 2015; Magnago et al., 2015; Santo-Silva et al., 2016; Pasion et al., 2018). The greater area and management regime in the protected areas (PESC and RPPN) tend to minimize impacts and offer a refuge to native biodiversity against the impacts of global change and anthropogenic disturbances (Hanski et al., 2015; Gallardo et al., 2017).

### **3.2 Richness, beta diversity partitioning and species distribution**

We found changes in species richness across fragments and sites, with overall lower values at edges than interior sites, which corroborates similar patterns found in other studies in the Brazilian Atlantic Forest (Magnago et al., 2015; Santo-Silva et al., 2015). Potential hypotheses to explain these patterns are: (i) changes in abiotic conditions at the edges, such as

increased wind speed and air temperature and decreased humidity; and (ii) habitat size (Harper et al., 2005; Laurance et al., 2011; Hanski, 2015; Magnago et al. 2015).

Beta diversity partitioning revealed differences in the relative contribution of turnover and nestedness components to patterns of species composition among fragments and sites. With the exception of shrubs at RPPN, in all other sites the turnover component was more representative than nestedness. Most studies using beta diversity partitioning report turnover as the most important component, suggesting that differences in species richness often play a secondary role in generating beta diversity patterns (Viana et al., 2016; König, Weigelt & Kreft, 2016; Soininen, Heino & Wang, 2017; Collins et al. 2017; Zwiener et al., 2018). Turnover correlates very strongly with total beta diversity, and nestedness may better represent the influence of introduced species and richness gradients (Collins et al., 2017; Soininen, Heino & Wang, 2017). Moreover, nestedness increases with latitude and its contribution to beta diversity is much greater in non-forest than in forest areas (Soininen, Heino & Wang, 2017). If beta diversity is driven by nestedness and widespread species are consistently favored in areas of intense land use, then biotic homogenization is expected to occur over time (Baiser et al., 2012; Solar et al., 2015; Collins et al., 2017). However, such pattern was not supported by our results, suggesting that at local scales different factors may interact and affect beta diversity in human-modified tropical landscapes.

In accordance with biotic homogenization predictions (Olden & Poff, 2003; Olden, 2006; Olden et al., 2018), most species occurring at the edge and interior of the studied fragments presented a widespread geographic range across at least three Brazilian biomes. Habitat disturbance tends to increase the occurrence and abundance of widespread species at the expense of narrow ranged ones (Tabarelli et al., 2012; Newbold et al., 2018; Zwiener et al., 2018), as a result of the replacement of local endemic by generalist species (Lôbo et al., 2011; Arroyo-Rodríguez et al., 2013; Solar et al., 2015). However, evidence shows that at

local scales plant communities in fragmented landscapes may undergo declines (floristic homogenization) or increases (floristic differentiation) of beta diversity that may depend on the intensity and extent of past disturbances, and landscape spatial configuration (Arroyo-Rodríguez et al., 2013; Solar et al., 2015; Sfair et al., 2016; Collins et al., 2017; Vellend et al., 2017; Vidal et al., 2019). Moreover, the variability in disturbance regimes may cause dissimilarities in species composition and hence increase beta diversity by leading communities to different successional pathways and species sets (Arroyo-Rodríguez et al. 2013; Arroyo-Rodríguez et al. 2015; Sfair et al., 2016; Collins et al., 2017). For instance, considering broad scales (i.e. species geographic distribution patterns) we observed a predominance of widely distributed species, an indicative of biotic homogenization, but at local scales we have differentiation of communities that may be associated with community assembly processes, such as environmental filtering, local dispersal limitation and stochasticity (Mori, Isbell & Seidl, 2018). Thus, to improve the inference and predictions of biotic homogenization in impacted tropical landscapes we suggest the consideration of multiple scales in the analyses.

Atlantic Forest fragments may have an important contribution to ensure biodiversity or reduce species loss, especially where old-growth fragments are very rare (Malhi et al., 2014; Hernández-Ruedas et al. 2014; Solar et al. 2015; Santo-Silva et al., 2018). While many species may be lost from individual sites, regional biota in human-modified tropical landscapes characterized by a heterogeneous mosaic of conserved and degraded forests may be able to support much of the local biodiversity (Arroyo-Rodríguez et al., 2013; Malhi et al., 2014; Solar et al., 2015; Farah et al., 2017; Santo-Silva et al., 2018; Vidal et al., 2019). Small fragments may operate as species reservoirs and also act as buffer zones to management practices, reducing pressure over the largest patches and even contributing to landscape

connectivity (Arroyo-Rodríguez et al., 2009; Hernández-Ruedas et al. 2014; Farah et al., 2017; Vidal et al., 2019).

Our results highlight the importance of beta diversity to maintain understory species in human-modified tropical landscapes. These landscapes are prone to structural reorganization due to human-induced synergistic impacts on biodiversity (Newbold et al., 2016; Sfair et al., 2016; Zwiener et al., 2018), but we show that the small fragments may have an important role in the conservation of regional biodiversity by acting as complementary parts (Arroyo-Rodríguez et al. 2013; Solar et al. 2015; Socolar et al. 2016). In addition, we advocate that beta diversity should be assessed in multiple spatio-temporal scales across tropical landscapes in order to understand potential links with biotic homogenization or differentiation of plant communities and inform management policies.

#### **4. ACKNOWLEDGMENTS**

We are grateful to the Brazilian Education Council (CAPES) for the scholarship to JMF Kramer and to the Municipal Botanical Museum of Curitiba (MBM) for species identification. We also thank Lucas Alcir de Oliveira and Arthur Justino Guanaes dos Santos for field work assistance.

#### **5. DATA AVAILABILITY STATEMENT**

Data will be available upon accepted

#### **6. LITETATURE CITED**



- 462 AGRESTI A. 2007. *An Introduction to Categorical Data Analysis*. New York: John Wiley &  
 463 Sons, 394 p.  
 464
- 465 ALVARES C. A., STAPE J. L., SENTELHAS P. C., GONÇALVEZ J. L. DE M.,  
 466 SPAROVEK, G. 2013. Koppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische*  
 467 *Zeitschrift* 22: 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>  
 468
- 469 ANDERSON M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance.  
 470 *Austral Ecol.* 26: 32–46.  
 471
- 472 ANDERSON M. J. 2005. *PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational*  
 473 *multivariate analysis of variance*. Department of Statistics, University of Auckland, New  
 474 Zealand.  
 475
- 476 ANDERSON M. J., CRIST T. O., CHASE J. M., VELLEND M., INOUE B. D.,  
 477 FREESTONE A. L., SANDERS N. J., COMITA L. S., DAVIES K. F., HARRISON S. P.,  
 478 KRAFT N. J., STEGEN J. C., SWENSON N. G. 2011. Navigating the multiple meanings of b  
 479 diversity: A roadmap for practicing ecologist. *Ecol. Lett.* 14: 19–28.  
 480 <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>  
 481
- 482 ANDRADE E. R., JARDIM J. G., SANTOS B. A., MELO F. P. L., TALORA D. C., FARIA  
 483 D., CAZETTA E. 2015. Effects of habitat loss on taxonomic and phylogenetic diversity of  
 484 understory Rubiaceae in Atlantic forest landscapes. *For. Ecol. Manage.* 349: 73–84.  
 485 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.049>

- 486 ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP (APG). 2016. An update of the Angiosperm  
 487 Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot.*  
 488 *J. Linn. Soc.* 181: 1–20.
- 489
- 490 ARROYO-RODRÍGUEZ V., PINEDA E., ESCOBAR. F., BENÍTEZ-MALVIDO J. U. 2009.  
 491 Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented  
 492 rainforest. *Conserv. Biol.* 23: 729–739. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01120.x>
- 493
- 494 ARROYO-RODRÍGUEZ V., RÖS M., ESCOBAR F., MELO F. P. L., SANTOS B. A.,  
 495 TABARELLI M., CHAZDON R. L. 2013. Plant  $\beta$ -diversity in fragmented rain forests: testing  
 496 floristic homogenization and differentiation hypotheses. *J. Ecol.* 101: 1449–1458. [https://doi.](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12153)  
 497 [org/10.1111/1365-2745.12153](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12153)
- 498
- 499 ARROYO-RODRÍGUEZ V., MELO F. P. L., MARTÍNEZ-RAMOS M., BONGERS F.,  
 500 CHAZDON R. L., MEAVE J. A., NORDEN N., SANTOS B. A., LEAL I. R., TABARELLI  
 501 M. 2015. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new  
 502 insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biol.*  
 503 *Rev.* 92: 326–340. <https://doi.org/10.1111/brv.12231>
- 504
- 505 BAISER B., OLDEN J. D., RECORD S., LOCKWOOD J. L., MCKINNEY M. L. 2012.  
 506 Pattern and process of biotic homogenization in the New Pangaea. *Proc. Biol. Sci.* 279: 4772–  
 507 4777. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1651>
- 508
- 509 BASELGA A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity.  
 510 *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19: 134–143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>

- 511 BASELGA A., ORME C. D. L. 2012. Betapart: an R package for the study of beta diversity.  
 512 *Methods Ecol. Evol.* 3: 808–812. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x>  
 513
- 514 BENCHIMOL M., MARIANO-NETO E., FARIA D., ROCHA-SANTOS L., PESSOA M.  
 515 DE S., GOMES F. S., TALORA D. C., CAZETTA E. 2017. Translating plant community  
 516 responses to habitat loss into conservation practices: Forest cover matters. *Biol. Conserv.* 209:  
 517 499–507. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2017.03.024>  
 518
- 519 BROCK G., PIHUR V., DATTA S., DATTA S. 2008. clValid: An R Package for Cluster  
 520 Validation. *J Stat. Softw.* 25p  
 521
- 522 CICUZZA D., THORSTEN K., POULSEN A. D., DELHOTAL T., ABRAHAMCZYK S.,  
 523 PIEDRA H. M., KESSLER M. 2013. A transcontinental comparison of the diversity and  
 524 composition of tropical forest understory herbs. *Biodivers. Conserv.* 22: 755–772.  
 525 <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0447-y>  
 526
- 527 CLEMENTS F. E. 1916. *Plant succession: An analysis of the development of vegetation.*  
 528 Washington, DC, USA: Carnegie Institute of Washington.  
 529
- 530 COLLINS C. D., BANKS-LEITE C., BRUDVIG L. A., FOSTER B. L., COOK W. M.,  
 531 DAMSCHEN E. I., ANDRADE A., AUSTIN M., CAMARGO J. L., DRISCOLL D. A.,  
 532 HOLT R. D., LAURANCE W. F., NICHOLLS A. O., ORROCK J. L. 2017. Fragmentation  
 533 affects plant community composition over time. *Ecography* 40: 119–130.  
 534 <https://doi.org/10.1111/ecog.02607>

- 535 DATTA S., DATTA S. 2006. Methods for evaluating clustering algorithms for gene  
536 expression data using a reference set of functional classes. *BMC Bioinformatics* 7: 397p.  
537
- 538 DECOCQ G., BEINA D., JAMONEAUA A., GOURLET-FLEURY S., CLOSSET-KOPP D.  
539 2014. Don't miss the forest for the trees! Evidence for vertical differences in the response of  
540 plant diversity to disturbance in a tropical rain forest. *Perspect. Plant. Ecol. Syst.* 16: 279–  
541 287. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.09.001>  
542
- 543 DETTKE G. A., CRESPIÃO L. M. P., SIQUEROLO L. V., SIQUEIRA E. L., CAXAMBÚ M.  
544 G. 2018. Floristic composition of the seasonal semideciduous forest in southern Brazil:  
545 Reserva Biológica das Perobas, state of Paraná. *Acta Scientiarum - Biological Sciences* 40(1):  
546 1–14. <https://doi.org/10.4025/actascibiolsci.v40i1.35753>  
547
- 548 DIDHAM R. K., TYLIANAKIS J. M., HUTCHINSON M. A., EWERS R. M., GEMMELL  
549 N. J. 2005. Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends Ecol. Evol.* 20: 470–  
550 474. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.006>  
551
- 552 EISENLOHR P. V., OLIVEIRA-FILHO A. T. 2015. Revisiting patterns of tree species  
553 composition and their driving forces in the Atlantic Forests of southeastern Brazil. *Biotropica*  
554 46: 689–701. <https://doi.org/10.1111/btp.12254>  
555
- 556 ESTEVAN D. A., VIEIRA A. O. S., GORENSTEIN M. R. 2016. Estrutura e relações  
557 florísticas de um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual, Londrina, Paraná, Brasil.  
558 *Ciência Florestal* 26: 713–725. <http://dx.doi.org/10.5902/1980509824195>

- FARAH F. T., MUYLEAERT R. DE L., RIBEIRO M. C., RIBEIRO J. W., MANGUEIRA J. R. S. A., SOUZA V. C., RODRIGUES R. R. 2017. Integrating plant richness in forest patches can rescue overall biodiversity in human-modified landscapes. *For. Ecol. Manage* 397: 78–88. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.038>
- FAHRIG L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487–515. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- GALLARDO B., ALDRIDGE D. C., GONZÁLEZ-MORENO P., PERGL J., PIZARRO M., PYSEK P., THUILLER W., YESSON C., VILÀ M. 2017. Protected areas offer refuge from invasive species spreading under climate change. *Glob. Chang. Biol.* 00, 1–13. <https://doi.org/10.1111/gcb.13798>
- GIBSON L., LEE T. M., KOH L. P., BROOK B. W., GARDNER T. A., BARLOW J., PERES C. A., BRADSHAW, C. J. A., LAURANCE W. F., LOVEJOY T. E., SODHI N. S. 2011. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature* 478: 378–381. <https://doi.org/10.1038/nature10425>
- GLEASON H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7–26
- GONG C., CHEN J., YU S. 2013. Biotic homogenization and differentiation of the flora in artificial and near-natural habitats across urban green spaces. *Landsc. Urban Plan.* 120: 159–169. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2013.08.006>

- 583 GRIS D., TEMPONI L. G. 2017. Similaridade florística entre trechos de Floresta Estacional  
 584 Semidecidual do Corredor de Biodiversidade Santa Maria – PR. *Ciência Florestal* 27: 1069–  
 585 1081. <http://dx.doi.org/10.5902/1980509828682>  
 586
- 587 HADDAD N. M., BRUDVIG, L. A., CLOBERT, J., DAVIES, K. F., GONZALEZ, A.,  
 588 HOLT R. D., LOVEJOY T. E., SEXTON J. O., AUSTIN M. P., COLLINS C. D., COOK W.  
 589 M., DAMSCHEN E. I., EWERS R. M., FOSTER B. L., JENKINS C. N., KING A. J.,  
 590 LAURANCE, W. F., LEVEY D. J., MARGULES C. R., MELBOURNE B. A., NICHOLLS  
 591 A. O., ORROCK J. L., SONG D., TOWNSHEND J. R. 2015. Habitat fragmentation and its  
 592 lasting impact on Earth’s ecosystems. *Sci. Adv.* 1: 1–9.  
 593 <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>  
 594
- 595 HANSKI I. 2015. Habitat fragmentation and species richness. *J. Biogeogr.* 42: 989–993.  
 596 <https://doi.org/10.1111/jbi.12478>  
 597
- 598 HARPER, K. A., MACDONALD, E., BURTON, P. J., CHEN, J., BROSOFSKE, K. D.,  
 599 SAUNDERS, S. C., EUSKIRCHEN, E. S., ROBERTS, D., JAITEH, M. S. & ESSEN, P.  
 600 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conserv.*  
 601 *Biol.* 19: 768-782. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00045.x>  
 602
- 603 HERNÁNDEZ-RUEDAS M. A., ARROYO-RODRÍGUEZ V., MEAVE J. A., MARTÍNEZ-  
 604 RAMOS M., IBARRA-MANRÍQUEZ G., MARTÍNEZ E., JAMANGAPÉ G. 4, MELO F. P.  
 605 L. & SANTOS B. A. 2014. Conserving Tropical Tree Diversity and Forest Structure: The  
 606 Value of Small Rainforest Patches in Moderately-Managed Landscapes. *PLoS ONE* 9: 1–10.  
 607 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098931>

- 608 JOLY C.A., METZGER J.P., TABARELLI M. 2014. Experiences from the Brazilian Atlantic  
 609 Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytol.* 204: 459–473.  
 610 <https://doi.org/10.1111/nph.12989>  
 611
- 612 KONIG C., WEIGELT P., KREFT H. 2016. Dissecting global turnover in vascular plants.  
 613 *Glob. Ecol. Biogeogr.* 26: 228–242. <https://doi.org/10.1111/geb.12536>  
 614
- 615 LAURANCE W. F., CAMARGO J. L. C., LUIZÃO R. C. C., LAURANCE S. G., PIM S. L.,  
 616 BRUNA E. M., STOUFFER P. C., WILLIAMSON G. B., BENÍTEZ-MALVIDO J.,  
 617 VASCONCELOS H. L., VAN HOUTAN K. S., ZARTMAN C. E., BOYLE S. A., DIDHAM  
 618 R. K., ANDRADE A., LOVEJOY T. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-  
 619 year investigation. *Biol. Conserv.* 144: 56–67. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.021>  
 620
- 621 LEGENDRE P., LEGENDRE L. 2012. *Numerical ecology, 3rd English edition*. Elsevier  
 622 Science, BV, Amsterdam, 990 p.  
 623
- 624 LEGENDRE P. 2014. Interpreting the replacement and richness difference components of  
 625 beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23: 1324–1334. <https://doi.org/10.1111/geb.12207>  
 626
- 627 LIMA R. A. F., MORI D. P., PITTA G., MELITO M. O., BELLO C., MAGNAGO L. F.,  
 628 ZWIENER V. P., SARAIVA D. D., MARQUES M. C. M., OLIVEIRA A. A. DE PRADO P.  
 629 I. 2015. How much do we know about the endangered Atlantic Forest? Reviewing nearly 70  
 630 years of information on tree community surveys. *Biodivers. Conserv.* 24: 2135–2148.  
 631 <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0953-1>

LIMA P. B., LIMA L. F., SANTOS B. A., TABARELLI M., ZICKEL C. S. 2015. Altered herb assemblages in fragments of the Brazilian Atlantic forest. *Biol. Conserv.* 191: 588–595. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2015.08.014>

LÔBO D., LEÃO T., MELO F. P. L., SANTOS A. M., TABARELLI M. 2011. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Divers. Distrib.* 17: 287–296. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00739.x>

MAGNAGO L. F. S., EDWARDS D. P., EDWARDS F. A., MAGRACH A., MARTINS S. V., LAURANCE W. F. 2014. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *J. Ecol.* 102: 475–485. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12206>

MAGNAGO L. F. S., ROCHA M. F., MEYER L., MARTINS S. V., MEIRA-NETO J. A. A. 2015. Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic forest fragments. *Biodivers. Conserv.* 24: 2305–2318. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0961-1>

MALHI Y., GARDNER T. A., GOLDSMITH G. R., SILMAN M. R., ZELAZOWSKI P. 2014. Tropical forests in the Anthropocene. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 39: 125–159. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-030713-155141>

MCGILL B. J., DORNELAS M., GOTELLI N. J., MAGURRAN A. E. 2015. Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends Ecol. Evol.* 30: 104–113. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.006>



MCKINNEY M. L. & LOCKWOOD J. L. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol. Evol* 14: 450–453.  
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01679-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01679-1)

MCKINNEY M. L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biol. Conserv.* 127: 247–260. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.005>

METZGER J. P., MARTENSEN A. C., DIXO M., BERNACCI L. C., RIBEIRO M. C., TEIXEIRA A. M. G., PARDINI R. 2009. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. *Biol. Conserv.* 142: 1166–1177.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.01.033>

MORI A. S., ISBELL F., SEIDL R. 2018.  $\beta$ -Diversity, Community Assembly, and Ecosystem Functioning. *Trends Ecol. Evol.* 33: 549–564. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.04.012>

MOODLEY D., PROCHES S., WILSON J. R. U. 2016. A global assessment of a large monocot family highlights the need for group-specific analyses of invasiveness. *AoB Plants* 8: 1–14. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plw009>

MOODLEY D., PROCHES S., WILSON J. R. U. 2017. Assessing and managing the threat posed by *Epipremnum aureum* in South Africa. *S. Afr. J. Bot.* 109: 178–188.  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.sajb.2016.12.005>

- 679 MORO M. F., MARTINS F. R. 2011. Métodos de levantamento de componente arbóreo –  
 680 arbustivo. In: *Fitossociologia do Brasil, Métodos e Estudos de casos*, Editora UFV. Viçosa –  
 681 MG, 1: 174–212.
- 682
- 683 MUELLER-DOMBOIS D., ELLENBERG H. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*.  
 684 New York: John Wiley & Sons.
- 685
- 686 MYERS N., MITTERMEIER R. A., MITTERMEIER C. G., FONSECA G. A. B., KENT J.  
 687 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.  
 688 <https://doi.org/10.1038/35002501>
- 689
- 690 NEWBOLD T., HUDSON L. N., HILL S. L. L., CONTU S., LYSENKO I., SENIOR R. A.,  
 691 BÖRGER L., BENNETT D. J., CHOIMES A., COLLEN B., DAY, J., DE PALMA A., DÍAZ  
 692 S., ECHEVERRIA-LONDOÑO S., EDGAR M. J., FELDMAN A., GARON M.,  
 693 HARRISON M. L. K., ALHUSSEINI T., INGRAM D. J., ITESCU Y., KATTGE J., KEMP  
 694 V., KIRKPATRICK L., KLEYER M., CORREIA D. L. P., MARTIN C. D., MEIRI S.,  
 695 NOVOSOLOV M., PAN Y., PHILLIPS H. R. P., PURVES D. W., ROBINSON A.,  
 696 SIMPSON J., TUCK S. L., WEIHER E., WHITE H. J., EWERS R. M., MACE G. M.,  
 697 SCHARLEMANN J. P. W., PURVIS A. 2015. Global effects of land use on local terrestrial  
 698 biodiversity. *Nature* 520: 45–50. <https://doi.org/10.1038/nature14324>
- 699
- 700 NEWBOLD T., HUDSON L. N., HILL S. L. L., CONTU S., GRAY C. L.,  
 701 SCHARLEMANN J. P. W., BÖRGER L., PHILLIPS H. R. P., SHEIL D., LYSENKO I.,  
 702 PURVIS A. 2016. Global patterns of terrestrial assemblage turnover within and among land  
 703 uses. *Ecography* 39: 1–13. <https://doi.org/10.1111/ecog.01932>

NEWBOLD T., HUDSON L.N., CONTU S., HILL S.L.L, BECK J., LIU Y., MEYER C.,  
 PHILLIPS H. R. P., SCHARLEMAN J. P. W., PURVIS A. 2018. Widespread winners and  
 narrow-ranged losers: Land use homogenizes biodiversity in local assemblages worldwide.  
*PLoS Biol.* 16: e2006841. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2006841>

OLDEN J. D. & POFF N. L. 2003. Toward a mechanistic understanding and prediction of  
 biotic homogenization. *Am. Nat.* 162: 442–460. <https://doi.org/10.1086/378212>

OLDEN J. D., POFF N. L., DOUGLAS M. R., FAUSCH K. D. 2004. Ecological and  
 evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends Ecol. Evol.* 19: 18–24.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.010>

OLDEN J. D., ROONEY T. P. 2006. On defining and quantifying biotic homogenization.  
*Glob. Ecol. Biogeogr.* 15: 113–120. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00214.x>

OLDEN J. D. 2006 Biotic homogenization, a new research agenda for conservation  
 biogeography. *J. Biogeogr.* 33: 2027 –2039. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01572.x>

OLDEN, J. D., COMTE L., GIAM X. 2018. The Homogocene: a research prospectus for the  
 study of biotic homogenization. *NeoBiota* 37: 23–36.  
<https://doi.org/10.3897/neobiota.37.22552>

PASION B. O., ROEDER M., LIU J., YASUDA M., CORLETT R. T., SLIK J. W. F.,  
 TOMLINSON K. W. 2018. Trees represent community composition of other plant lifeforms,

but not their diversity, abundance or responses to fragmentation. *Scientific Reports* 8:11374.

<https://doi.org/10.1038/s41598-018-29635-9>

PUTZ S., GROENEVELD J., ALVES L. F., METZGER J. P., HUTH A. 2011.

Fragmentation drives tropical forest fragments to early successional states: a modelling study for Brazilian Atlantic forests. *Ecol. Modell.* 222: 1986–1997.

<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.03.038>

QUIJANO-ABRIL M. A., CALLEJAS-POSADA R., MIRANDA-ESQUIVEL D. R. 2006.

Areas of endemism and distribution patterns for Neotropical *Piper* species (Piperaceae). *J.*

*Biogeogr.* 33: 1266–1278. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01501.x>

R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2016. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>

REZENDE C. L., SCARANO F. R., ASSAD E. D., JOLY C. A., METZGER J. P.,

STRASSBURG B. N. N., TABARELLI M., FONSECA G. A., MITTERMEIER R. I. 2018.

From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in*

*Ecology and Conservation*, 16: 208 –214. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.10.002>

RIBEIRO M. C., METZGER J. P., MARTENSEN A. C., PONZONI F. J., HIROTA M. M.

2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest

distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 142: 1144–1156.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>.

- 754 SANTO-SILVA E. E., WITHEY K. D., ALMEIDA W. R., MENDES G., LOPES A.V.,  
 755 TABARELLI M. 2015. Seedling assemblages and the alternative successional pathways  
 756 experienced by Atlantic forest fragments. *Plant Ecol. Divers.* 4: 483–492.  
 757 <https://doi.org/10.1080/17550874.2015.1048486>  
 758
- 759 SANTO-SILVA E. E., ALMEIDA W. R., TABARELLI M., PERES C. A. 2016. Habitat  
 760 fragmentation and the future structure of tree assemblages in a fragmented Atlantic forest  
 761 landscape. *Plant ecol.* 217: 1129–1140. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0638-1>  
 762
- 763 SANTO-SILVA E. E., SANTOS B. A., ARROYO-RODRÍGUEZ V., MELO F. P. L., FARIA  
 764 D., CAZETTA E., MARIANO-NETO E., HERNÁNDEZ-RUEDAS M. A., TABARELLI M.  
 765 2018. Phylogenetic dimension of tree communities reveals high conservation value of  
 766 disturbed tropical rain forests. *Divers. Distrib.* 1: 1–15. <https://doi.org/10.1111/ddi.12732>  
 767
- 768 SFAIR J. C., ARROYO-RODRÍGUEZ A., SANTOS B. A., TABARELLI M. 2016.  
 769 Taxonomic and functional divergence of tree assemblages in a fragmented tropical forest.  
 770 *Ecol. App.* 26 (6): 1816–1826. <https://doi.org/10.1890/15-1673.1>  
 771
- 772 SIMBERLOFF D., MARTIN J. L., GENOVESI P., MARIS V., WARDLE D. A.,  
 773 ARONSON J., COURCHAM F., GALIL B., GARCÍA-BERTHOUE E., PASCAL M., PYSEK  
 774 P., SOUZA R., TABACCH E., VILÀ M. 2013. Impacts of biological invasions: what's what  
 775 and the way forward. *Trends Ecol. Evol.* 28: 58–66.  
 776 <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>

- SOININEN J., HEINO J., WANG J. 2017. A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27: 96–109. <https://doi.org/10.1111/geb.12660>
- SOCOLAR J. B., GILROY J. J., KUNIN W. E., EDWARDS D. P. 2016. How should beta-diversity inform biodiversity conservation? *Trends Ecol. Evol.* 31: 67–80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- SOLAR R. R. C., BARLOW J., FERREIRA J., BERENGUER E., LEES A. C., THOMSON J. R., LOUZADA J., MAUÉS M., MOURA N. G., OLIVEIRA V. H. F., CHAUL J. C. M., SCHOEREDER J. H., VIEIRA I. C. G., NALLY R. M., GARDNER T. A. 2015. How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? *Ecol. Lett.* 18: 1108–1118. <https://doi.org/10.1111/ele.12494>
- TABARELLI M., LOPES A. V., PERES C. A. 2008. Edge-effects Drive Tropical Forest Fragments Towards an Early-Successional System. *Biotropica* 40: 657–661. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00454.x>
- TABARELLI M., AGUIAR A. V., GIRÃO L. C., PERES C. A., LOPES A. V. 2010. Effects of pioneer tree species hyperabundance on forest fragments in northeastern Brazil. *Conserv. Biol.* 24: 1654–1663. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01529.x>
- TABARELLI M., PERES C. A., MELO F. P. L. 2012. The ‘few winners and many losers’ paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biol. Conserv.* 155: 136 – 140. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.020>

- 802 TCHOUTO M. G. P., DE BOER W. F., DE WILDE J. J. F. E., VAN DER MAESEN L. J. G.  
 803 2006. Diversity patterns in the flora of the Campo-Ma'an rain forest. Cameroon: do tree  
 804 species tell it all? *Biodivers. Conserv.* 15: 1353–1374. [https://doi.org/10.1007/s10531-005-](https://doi.org/10.1007/s10531-005-5394-9)  
 805 5394-9
- 806
- 807 VELLEND M., BAETEN L., BECKER-SCARPITTA A., BOUCHER-LALONDE V.,  
 808 MCCUNE J. L., MESSIER J., MYERS-SMITH I. H., SAX D. F. 2017. Plant biodiversity  
 809 change across scales during the Anthropocene. *Annu. Rev. Plant Biol.* 68: 563–586.  
 810 <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042916-040949>
- 811
- 812 VIANA D. S., FIGUEROLA J., SCHWENK K., MANCA M., HOBÆK A., MJELDE M.,  
 813 PRESTON C. D., GORNALL R. J., CROFT J. M., KING R. A., GREEN A. J.,  
 814 SANTAMARÍA L. 2016. Assembly mechanisms determining high species turnover in aquatic  
 815 communities over regional and continental scales. *Ecography* 39: 281–288.  
 816 <https://doi.org/10.1111/ecog.01231>
- 817
- 818 VIDAL C. I., ROCHA D. S. B., SIQUEIRA M. F. DE, RODRIGUES R. R., SIQUEIRA T.  
 819 2019. Heterogenization of remaining biodiversity in fragmented tropical forests across  
 820 agricultural landscapes. *bioRxiv*: In Press. <http://dx.doi.org/10.1101/629782>
- 821
- 822 WILSON M. C., CHEN X. Y., CORLETT R. T., DIDHAM R. K., DING P., HOLT R. D.,  
 823 HOLYOAK M., HU G., HUGHES A. C., JIAN L., LAURANCE W. F., LIU J. PIMM S. T.,  
 824 ROBINSON S. K., RUSSO S. E., SI X., WILCOVE D. S., WU J., YU M. 2016. Habitat  
 825 fragmentation and biodiversity conservation: key findings and future challenges. *Landscape*  
 826 *Ecology* 31: 219–227. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0312-3>

- 827 ZAPPI C., FILARDI F. L. R., LEITMAN P., SOUZA V. C., WALTER B. M. T., PIRANI J.  
828 R., MORIM M. P., QUEIROZ L. P., CAVALCANTI T. B., MANSANO V. F., FORZZA R.  
829 C. 2015. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodrigésia* 66:  
830 1085–1113. <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201566411>  
831
- 832 ZWIENER V. P., LIRA-NORIEGA A., GRADY C. J., PADIAL A. A., VITULE J. R. S.  
833 2018. Climate change as a driver of biotic homogenization of woody plants in the Atlantic  
834 Forest. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27: 298–309. <https://doi.org/10.1111/geb.1269>



## CONCLUSÃO

Neste estudo foram apontados efeitos das atividades humanas, em especial a fragmentação, o efeito de borda e a homogeneização biótica sobre a diversidade vegetal em florestas tropicais. A revisão sistematizada a respeito do efeito de borda e da homogeneização biótica permitiu o atual conhecimento do estado da arte destes dois processos em florestas tropicais de todo o mundo. Além disso, foi observado uma tendência cada vez maior de homogeneização nestes ambientes. Destacamos que ambos os processos de homogeneização e diferenciação dependem da escala espacial analisada. Sugerimos o uso de métricas espaciais de diversidade, como a diversidade beta, para melhor inferir sobre os processos de homogeneização e diferenciação entre comunidades em paisagens tropicais modificadas pelo homem.

Através do estudo de campo foi possível identificar efeitos oriundos da fragmentação e formação de bordas na diversidade de comunidades de sub-bosque em fragmentos de Mata Atlântica no Sul do Brasil com o intuito de avaliar potenciais ligações com a homogeneização biótica. Os fragmentos e locais estudados apresentaram diferenças na composição de espécies, evidenciando assim a importância e contribuição dos fragmentos locais para biodiversidade regional. Os resultados obtidos destacam a importância da diversidade beta para manter a diversidade de espécies de sub-bosque e para atuar como ferramenta na conservação de paisagens fragmentadas. Defendemos que a diversidade beta deve ser acessada através de múltiplas escalas espaciais, dada a importância desta métrica para inferir sobre os processos de homogeneização e diferenciação de comunidades e guiar o futuro da conservação.

## REFERÊNCIAS

- ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; RÖS, M.; ESCOBAR, F.; MELO, F. P. L.; SANTOS, B. A.; TABARELLI, M.; CHAZDON R. L. Plant  $\beta$ -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 3, p. 1449–1458, 2013.
- BAISER, B.; OLDEN, J. D.; RECORD, S.; LOCKWOOD, J. L.; MCKINNEY, M. L. Pattern and process of biotic homogenization in the New Pangaea. **Proceedings of the Royal Society Biological Sciences**, v. 279, n. 1748, p. 4772–4777, 2012.
- BARLOW, J.; FRANÇA, F.; GARDNER, T.; HICKS, C. C.; LENNOX, G. D.; BERENGUER, E.; CASTELLOS, L.; ECONOMO, E. P.; FERREIRA, J.; GUÉNARD, B.; LEAL, C. G.; ISAAC, V.; LESS, A. C.; PARR, C. L.; WILSON, S. K.; YOUNG, P. J.; GRAHAM, N. A. J. The future of hyperdiverse tropical ecosystems. **Nature**, v. 559, n. 1, p. 517–526, 2018.
- BENCHIMOL, M.; PERES, C. A. Edge-mediated compositional and functional decay of tree assemblages in Amazonian forest islands after 26 years of isolation. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 2, p. 408–420, 2015.
- BROCKERHOFF, E. G.; BARBARO, L.; CASTAGNEYROL, B.; FORRESTER, D. I.; GARDINER, B.; GONZÁLEZ-OLABARRIA, J. R.; LYVER, P. O'B.; MEURISSE, N.; OXBROUGH, A.; TAKI, H.; THOMPSON, I. D.; VAN DER PLAS, F.; JACTEL, H. Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. **Biodiversity and Conservation**, v. 26, n. 13, p. 3005–3035, 2017.
- CLAVERO, M.; GARCÍA-BERTHOUE, E. Homogenization dynamics and introduction routes of invasive freshwater fish in the Iberian Peninsula. **Ecological Applications**, v. 16, n. 6, p. 2313–2324, 2006.
- COLLINS, C. D.; BANKS-LEITE, C.; BRUDVIG, L. A.; FOSTER, B. L.; COOK, W. M.; DAMSCHEN, E. I.; ANDRADE, A.; AUSTIN, M.; CAMARGO, J. L.; DRISCOLL, D. A.; HOLT, R. D.; LAURANCE, W. F.; NICHOLLS, A. O.; ORROCK, J. L. Fragmentation affects plant community composition over time. **Ecography**, v. 40, n. 1, p. 119–130, 2017.
- DAR, P. A.; RESHI, Z. A. Components, Processes and Consequences of Biotic Homogenization: A Review. **Contemporary Problems of Ecology**, v. 7, n. 2, p. 123–136, 2014.
- DECOCQ, G.; BEINA, D.; JAMONEAUA, A.; GOURLET-FLEURY, S.; CLOSSET-KOPP, D. Don't miss the forest for the trees! Evidence for vertical differences in the response of plant diversity to disturbance in a tropical rain forest. **Perspectives in Plant, Ecology and Systematics**, v. 16, n. 6, p. 279–287, 2014.
- FARAH, F. T.; MUYLELAERT, R. DE L.; RIBEIRO, M. C.; RIBEIRO, J. W.; MANGUEIRA, J. R. S. A.; SOUZA, V. C.; RODRIGUES, R. R. 2017. Integrating plant richness in forest

patches can rescue overall biodiversity in human-modified landscapes. **Forest Ecology and Management**, v. 397, p. 78–88, 2017.

FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 34, p. 487–515, 2003.

GOSSNER, M. M.; LEWINSOHN, T. M.; KAHL, T.; GRASSEIN, F.; BOCH, S.; PRATI, D.; BIRKHOFFER, K.; RENNER, S. C.; SIKORSKI, J.; WUBET, T.; ARNDT, H.; BAUMGARTNER, V.; BLASER, E.; BLÜTHGEN, N.; BÖRSCHIG, C.; BUSCOT, F.; DIEKÖTTER, T.; RÉ JORGE, L.; JUNG, K.; KEYEL, A. C.; KLEIN, A. M.; KLEMMER, S.; KRAUSS, J.; LANGE, M.; MÜLLER, J.; OVERMANN, J.; PAŠALIĆ, E.; PENONE, C.; PEROVIĆ, D. J.; PURSCHKE, O.; SCHALL, P.; SOCHER, S. A.; SONNEMANN, I.; TSCHAPKA, M.; TSCHARNTKE, T.; TÜRKE, M.; VENTER, P. C.; WEINER, C. N.; WERNER, M.; WOLTERS, V.; WURST, S.; WESPHAL, C.; FISCHER, M.; WEISSER, W. W.; ALLAN, E. Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. **Nature**, v. 540, n. 1, p. 266–269, 2016.

HADDAD, N. M.; BRUDVIG, L. A.; CLOBERT, J.; DAVIES, K. F.; GONZALEZ, A.; HOLT, R. D.; LOVEJOY, T. E.; SEXTON, J. O.; AUSTIN, M. P.; COLLINS, C. D.; COOK, W. M.; DAMSCHEN, E. I.; EWERS, R. M.; FOSTER, B. L.; JENKINS, C. N.; KING, A. J.; LAURANCE, W. F.; LEVEY, D. J.; MARGULES, C. R.; MELBOURNE, B. A.; NICHOLLS, A. O.; ORROCK, J. L.; SONG, D.; TOWNSHEND, J. R. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. **Science Advances**, v. 1, n. 2, p. 1–9, 2015.

HARPER, K. A.; MACDONALD, E.; BURTON, P. J.; CHEN, J.; BROSOFSKE, K. D.; SAUNDERS, S. C.; EUSKIRCHEN, E. S.; ROBERTS, D.; JAITEH, M. S.; ESSEN, P. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 768–782, 2005.

JOLY C. A., METZGER J. P., TABARELLI M. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. **New Phytologist**, v. 204, n. 3, p. 459–473, 2014.

LAURANCE, W. F.; SAYER, J.; CASSMAN, K. G. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 29, n. 2, p. 107–116, 2014.

LEWIS, S. L.; EDWARDS, D. P.; GALBRAITH, D. Increasing human dominance of tropical forests. **Science**, v. 349, n. 6250, p. 827–832, 2015.

LÔBO, D.; LEÃO, T.; MELO, F. P. L.; SANTOS, A. M.; TABARELLI, M. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. **Diversity and Distributions**, v. 17, n. 2, p. 287–296, 2011.

MAGNAGO, L. F. S.; ROCHA, M. F.; MEYER, L.; MARTINS, S. V.; MEIRA-NETO, J. A. A. Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic forest fragments. **Biodiversity and Conservation**, v. 24, n. 9, p. 2305–2318, 2015.

MALHI, Y.; GARDNER, T. A.; GOLDSMITH, G. R.; SILMAN, M. R.; ZELAZOWSKI, P. Tropical forests in the Anthropocene. **Annual Review Environmental Resources**, v. 39, p. 125–159, 2014.

MCCUNE, J. L.; VELLEND, M. Gains in native species promote biotic homogenization over four decades in a human-dominated landscape. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 6, p. 1542–1551, 2013

MCKINNEY, M. L.; LOCKWOOD, J. L. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 14, n. 11, p. 450–453, 1999.

MELO, F. P. L.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; FAHRIG, L.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; TABARELLI, M. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 28, n. 8, p. 462–468, 2013

METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; DIXO, M.; BERNACCI, L. C.; RIBEIRO, M. C.; TEIXEIRA, A. M. G.; PARDINI, R. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1166–1177, 2009.

MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in Ecology, Evolution and Systematics**, v. 10, n. 2, p. 58–62, 1995.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853–858, 2000.

OOSTERHOORN, M.; KAPPELLE, M. Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. **Forest Ecology and Management**, v. 126, n. 3, p. 291–307, 2000.

OLDEN, J. D.; POFF, N. L. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. **The American Naturalist**, v. 162, n. 4, p. 442–460, 2003.

OLDEN, J. D.; POFF, N. L.; DOUGLAS, M. R.; DOUGLAS, M. E.; FAUSCH, K. D. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 19, n. 1, p. 18–24, 2004.

OLDEN, J. D.; ROONEY, T. P. On defining and quantifying biotic homogenization. **Global Ecology and Biogeography**, v. 15, n. 2, p. 113–120, 2006.

OLDEN, J. D., COMTE L., GIAM X. The Homogocene: a research prospectus for the study of biotic homogenization. **NeoBiota**, v. 37, p. 23–36, 2018.

PASION, B. O.; ROEDER, M.; LIU, J.; YASUDA, M.; CORLETT, R. T.; SLIK, J. W. F.; TOMLINSON, K. W. Trees represent community composition of other plant lifeforms, but

not their diversity, abundance or responses to fragmentation. **Scientific Reports**, v. 8, n. 11374, 2018.

REZENDE, C. L.; SCARANO, F. R.; ASSAD, E. D.; JOLY, C. A.; METZGER, J. P.; STRASSBURG, B. N. N.; TABARELLI, M.; FONSECA, G. A.; MITTERMEIER, R. I. From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 16, n. 4, p. 208–214, 2018.

RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1144–1156, 2009.

SFAIR, J. C.; ARROYO-RODRÍGUEZ, A.; SANTOS, B. A.; TABARELLI, M. Taxonomic and functional divergence of tree assemblages in a fragmented tropical forest. **Ecological Applications**, v. 26, n. 6, p. 1816–1826, 2016.

SOCOLAR J. B., GILROY J. J., KUNIN W. E., EDWARDS D. P. How should beta-diversity inform biodiversity conservation? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 31, n. 1, p. 67–80, 2016.

SOLAR, R. R. C.; BARLOW, J.; FERREIRA, J.; BERENGUER, E.; LEES, A. C.; THOMSON, J. R.; LOUZADA, J.; MAUÉS, M.; MOURA, N. G.; OLIVEIRA, V. H. F.; CHAUL, J. C. M.; SCHOEREDER, J. H.; VIEIRA, I. C. G.; NALLY, R. M.; GARDNER T. A. How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? **Ecology Letters**, v. 18, n. 10, p. 1108–1118, 2015.

TABARELLI, M.; PERES, C. A.; MELO, F. P. L. The ‘few winners and many losers’ paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. **Biological Conservation**, v. 155, n. 1, p. 136–140, 2012.

TAUBERT, F.; FISCHER, R.; GROENEVELD, J.; LEHMANN, S.; MÜLLER, M. S.; RÖDIG, E.; WIEGAND, T.; HUTH, A. Global patterns of tropical forest fragmentation. **Nature**, v. 554, n. 7693, p. 519–522, 2018.

WILSON, M. C.; CHEN, X. Y.; CORLETT, R. T.; DIDHAM, R. K.; DING, P.; HOLT, R. D.; HOLYOAK, M.; HU, G.; HUGHES, A. C.; JIAN, L.; LAURANCE, W. F.; LIU, J.; PIMM, S. T.; ROBINSON, S. K.; RUSSO, S. E.; SI, X.; WILCOVE, D. S.; WU, J.; YU, M. Habitat fragmentation and biodiversity conservation: key findings and future challenges. **Landscape Ecology**, v. 31, n. 2, p. 219–227, 2016.

ZWIENER, V. P.; PADIAL, A. A.; MARQUES, M. C. M.; FALEIRO, F. V.; LOYOLA, R.; PETERSON, A. T. Planning for conservation and restoration under climate and land use change in the Brazilian Atlantic forest. **Diversity and Distribution**, v. 23, n. 8, p. 955–966, 2017.

ZWIENER, V. P.; LIRA-NORIEGA, A.; GRADY, C. J.; PADIAL, A. A.; VITULE, J. R. S. Climate change as a driver of biotic homogenization of woody plants in the Atlantic Forest. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 3, p. 298–309, 2018.

# APPENDIX 1 – ABUNDANCE MATRIX AND GEOGRAPHIC DISTRIBUTION OF SHRUB SPECIES REGISTERED IN THE STUDIED FRAGMENTS

| Species                         | Geographic distribution | UFPR |          | PESC |          | RPNN |          |
|---------------------------------|-------------------------|------|----------|------|----------|------|----------|
|                                 |                         | Edge | Interior | Edge | Interior | Edge | Interior |
| <i>Acalypha_gracilis</i>        | Wide                    | 41   | 3        | 0    | 17       | 4    | 6        |
| <i>Justicia_brasiliana</i>      | Narrow                  | 22   | 18       | 9    | 7        | 0    | 11       |
| <i>Piper_amalago</i>            | Wide                    | 23   | 36       | 36   | 79       | 59   | 65       |
| <i>Piper_glabratum</i>          | Wide                    | 9    | 57       | 0    | 10       | 0    | 0        |
| <i>Sida_glaziovii</i>           | Intermediate            | 10   | 0        | 0    | 0        | 0    | 0        |
| <i>Solanum_americanum</i>       | Wide                    | 3    | 0        | 0    | 0        | 0    | 0        |
| <i>Lippia_brasiliensis</i>      | Narrow                  | 5    | 0        | 0    | 0        | 0    | 0        |
| <i>Sida_rhombifolia</i>         | Wide                    | 5    | 0        | 0    | 0        | 0    | 0        |
| <i>Ruellia_brevifolia</i>       | Wide                    | 2    | 6        | 0    | 4        | 0    | 0        |
| <i>Solanum_atropurpureum</i>    | Wide                    | 2    | 0        | 0    | 0        | 0    | 0        |
| <i>Trichilia_elegans</i>        | Wide                    | 1    | 0        | 5    | 18       | 7    | 14       |
| <i>Streblacanthus_dubiosus</i>  | Intermediate            | 0    | 102      | 0    | 0        | 0    | 0        |
| <i>Pombalia_bigibbosa</i>       | Intermediate            | 0    | 4        | 8    | 11       | 0    | 0        |
| <i>Pavonia_sepium</i>           | Intermediate            | 0    | 1        | 17   | 0        | 0    | 0        |
| <i>Psychotria_astrellantha</i>  | Wide                    | 0    | 1        | 0    | 0        | 0    | 0        |
| <i>Inga_marginata</i>           | Wide                    | 0    | 0        | 4    | 16       | 3    | 15       |
| <i>Manihot_grahammi</i>         | Intermediate            | 0    | 0        | 4    | 2        | 0    | 0        |
| <i>Pisonia_aculeata</i>         | Intermediate            | 0    | 0        | 3    | 3        | 0    | 0        |
| <i>Solanum_symetricum</i>       | Intermediate            | 0    | 0        | 3    | 0        | 2    | 0        |
| <i>Ruellia_angustiflora</i>     | Narrow                  | 0    | 0        | 1    | 0        | 0    | 0        |
| <i>Hennecartia_omphalandra</i>  | Narrow                  | 0    | 0        | 1    | 29       | 1    | 66       |
| <i>Psycotria_carthaginensis</i> | Wide                    | 0    | 0        | 0    | 28       | 2    | 13       |
| <i>Psycotria_leiocarpa</i>      | Wide                    | 0    | 0        | 0    | 19       | 0    | 48       |
| <i>Piper_gaudichaudianum</i>    | Wide                    | 0    | 0        | 0    | 15       | 2    | 13       |
| <i>Bernardia_pulchella</i>      | Narrow                  | 0    | 0        | 0    | 6        | 1    | 4        |
| <i>Trichilia_catigua</i>        | Wide                    | 0    | 0        | 0    | 6        | 0    | 13       |
| <i>Esenbeckia_febrifuga</i>     | Intermediate            | 0    | 0        | 0    | 6        | 0    | 1        |
| <i>Cestrum_strigillatum</i>     | Wide                    | 0    | 0        | 0    | 3        | 0    | 0        |
| <i>Calyandra_foliolosa</i>      | Wide                    | 0    | 0        | 0    | 2        | 0    | 0        |
| <i>Psycotria_nemorosa</i>       | Intermediate            | 0    | 0        | 0    | 2        | 0    | 4        |
| <i>Urera_baccifera</i>          | Wide                    | 0    | 0        | 0    | 0        | 2    | 1        |
| <i>Mollinedia_clavigera</i>     | Narrow                  | 0    | 0        | 0    | 0        | 0    | 2        |
| <i>Coussarea_contracta</i>      | Wide                    | 0    | 0        | 0    | 0        | 0    | 1        |
| <i>Leandra_australis</i>        | Narrow                  | 0    | 0        | 0    | 0        | 0    | 1        |
| <i>Petiveria_tetrandra</i>      | Wide                    | 0    | 0        | 0    | 0        | 0    | 1        |

## APPENDIX 2 – PRESENCE/ABSENCE MATRIX AND GEOGRAPHIC DISTRIBUTION OF HERB SPECIES REGISTERED IN THE STUDIED FRAGMENTS

| Species                         | Geographic distribution | UFPR |          | PESC |          | RPNN |          |
|---------------------------------|-------------------------|------|----------|------|----------|------|----------|
|                                 |                         | Edge | Interior | Edge | Interior | Edge | Interior |
| <i>Olyra_ciliatifolia</i>       | Wide                    | 1    | 0        | 2    | 4        | 1    | 1        |
| <i>Pharus_lappulaceus</i>       | Wide                    | 1    | 0        | 0    | 2        | 4    | 3        |
| <i>Panicum_millegrana</i>       | Wide                    | 1    | 0        | 0    | 0        | 0    | 0        |
| <i>Epipremnum_aureum</i>        | Wide                    | 6    | 9        | 0    | 0        | 0    | 0        |
| <i>Stenandrium_mandiocanum</i>  | Narrow                  | 0    | 5        | 0    | 0        | 0    | 0        |
| <i>Geophila_macropoda</i>       | Narrow                  | 0    | 3        | 3    | 8        | 3    | 10       |
| <i>Syngonium_podophyllum</i>    | Wide                    | 0    | 1        | 0    | 0        | 0    | 0        |
| <i>Chusquea_amosissima</i>      | Intermediate            | 0    | 0        | 1    | 0        | 3    | 0        |
| <i>Maranta_sobolifera</i>       | Intermediate            | 0    | 0        | 3    | 1        | 1    | 0        |
| <i>Setaria_poiretiana</i>       | Wide                    | 0    | 0        | 1    | 0        | 1    | 1        |
| <i>Ctenitis_submarginalis</i>   | Wide                    | 0    | 0        | 2    | 6        | 2    | 8        |
| <i>Aspidogyne_kuczynskii</i>    | Intermediate            | 0    | 0        | 0    | 3        | 0    | 1        |
| <i>Thelypteris_scabra</i>       | Narrow                  | 0    | 0        | 0    | 4        | 4    | 6        |
| <i>Streptochaeta_spicata</i>    | Wide                    | 0    | 0        | 0    | 1        | 2    | 1        |
| <i>Pteris_deflexa</i>           | Narrow                  | 0    | 0        | 0    | 0        | 3    | 1        |
| <i>Doryopteris_nobilis</i>      | Narrow                  | 0    | 0        | 0    | 0        | 1    | 1        |
| <i>Hydrocotyle_callicephala</i> | Intermediate            | 0    | 0        | 0    | 0        | 0    | 2        |
| <i>Ichnanthus_tenuis</i>        | Wide                    | 0    | 0        | 0    | 0        | 0    | 3        |



## **ANEXO 1 – INSTRUÇÃO PARA AUTORES E NORMAS DE FORMATAÇÃO DA REVISTA PLANT ECOLOGY DISPONÍVEIS ONLINE**

### **Instructions for Authors**

#### **Title Page**

The title page should include:

- The name(s) of the author(s)
- A concise and informative title
- The affiliation(s) and address(es) of the author(s)
- The e-mail address, and telephone number(s) of the corresponding author
- If available, the 16-digit ORCID of the author(s)

#### **Abstract**

Please provide an abstract of 150 to 250 words. The abstract should not contain any undefined abbreviations or unspecified references.

#### **Keywords**

Please provide 4 to 6 keywords which can be used for indexing purposes.

#### **ADDITIONAL REMARK ABSTRACT**

The abstract must not exceed 250 words and must include all of the following points:

- The explicit purpose of the study (clear aims and objectives)
- The location of the study
- A brief summary of the methodology used – including anything unusual
- Key results
- Main point/s of significance in terms of the field of plant ecology, including how it may be novel

#### **TEXT**

##### **Text Formatting**

Manuscripts should be submitted in Word.

- Use a normal, plain font (e.g., 10-point Times Roman) for text.
- Use italics for emphasis.
- Use the automatic page numbering function to number the pages.
- Do not use field functions.
- Use tab stops or other commands for indents, not the space bar.
- Use the table function, not spreadsheets, to make tables.
- Use the equation editor or MathType for equations.
- Save your file in docx format (Word 2007 or higher) or doc format (older Word versions).

Manuscripts with mathematical content can also be submitted in LaTeX.

##### **Headings**

Please use no more than three levels of displayed headings.

### **Abbreviations**

Abbreviations should be defined at first mention and used consistently thereafter.

### **Footnotes**

Footnotes can be used to give additional information, which may include the citation of a reference included in the reference list. They should not consist solely of a reference citation, and they should never include the bibliographic details of a reference. They should also not contain any figures or tables.

Footnotes to the text are numbered consecutively; those to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data).

Footnotes to the title or the authors of the article are not given reference symbols.

Always use footnotes instead of endnotes.

### **Acknowledgments**

Acknowledgments of people, grants, funds, etc. should be placed in a separate section on the title page. The names of funding organizations should be written in full.

### **ADDITIONAL REMARK TEXT**

Text – double spaced, and line numbered using continuous line numbers throughout

Figures – one per page at end of manuscript, with a separate List of Captions prior to the figures

Tables – one per page at end of manuscript (before Figures), captions included above each Table

### **REFERENCES**

#### **Citation**

Cite references in the text by name and year in parentheses. Some examples:

Negotiation research spans many disciplines (Thompson 1990).

This result was later contradicted by Becker and Seligman (1996).

This effect has been widely studied (Abbott 1991; Barakat et al. 1995a, b; Kelso and Smith 1998; Medvec et al. 1999, 2000).

#### **Reference list**

The list of references should only include works that are cited in the text and that have been published or accepted for publication. Personal communications and unpublished works should only be mentioned in the text. Do not use footnotes or endnotes as a substitute for a reference list.

Reference list entries should be alphabetized by the last names of the first author of each work. Order multi-author publications of the same first author alphabetically with respect to second, third, etc. author. Publications of exactly the same author(s) must be ordered chronologically.

- Journal article

Gamelin FX, Baquet G, Berthoin S, Thevenet D, Nourry C, Nottin S, Bosquet L (2009) Effect of high intensity intermittent training on heart rate variability in prepubescent children. *Eur J Appl Physiol* 105:731-738.  
<https://doi.org/10.1007/s00421-008-0955-8>

Ideally, the names of all authors should be provided, but the usage of “et al” in long author lists will also be accepted:

Smith J, Jones M Jr, Houghton L et al (1999) Future of health insurance. *N Engl J Med* 341:325–329

- Article by DOI

Slifka MK, Whitton JL (2000) Clinical implications of dysregulated cytokine production. *J Mol Med*. <https://doi.org/10.1007/s001090000086>

- Book

South J, Blass B (2001) *The future of modern genomics*. Blackwell, London

- Book chapter

Brown B, Aaron M (2001) The politics of nature. In: Smith J (ed) *The rise of modern genomics*, 3rd edn. Wiley, New York, pp 230-257

- Online document

Cartwright J (2007) Big stars have weather too. IOP Publishing PhysicsWeb. <http://physicsweb.org/articles/news/11/6/16/1>. Accessed 26 June 2007

Dissertation

Trent JW (1975) *Experimental acute renal failure*. Dissertation, University of California

Always use the standard abbreviation of a journal’s name according to the ISSN List of Title

Word Abbreviations, see ISSN LTWA

If you are unsure, please use the full journal title.

For authors using EndNote, Springer provides an output style that supports the formatting of intext citations and reference list.

## TABLES

- All tables are to be numbered using Arabic numerals.
- Tables should always be cited in text in consecutive numerical order.
- For each table, please supply a table caption (title) explaining the components of the table.
- Identify any previously published material by giving the original source in the form of a reference at the end of the table caption.
- Footnotes to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data) and included beneath the table body.

## ARTWORK AND ILLUSTRATIONS GUIDELINES

### Electronic Figure Submission

- Supply all figures electronically.
- Indicate what graphics program was used to create the artwork.
- For vector graphics, the preferred format is EPS; for halftones, please use TIFF format. MSOffice files are also acceptable.
- Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files.
- Name your figure files with "Fig" and the figure number, e.g., Fig1.eps.

## Color Art

Color art is free of charge for online publication.

If black and white will be shown in the print version, make sure that the main information will still be visible. Many colors are not distinguishable from one another when converted to black and white. A simple way to check this is to make a xerographic copy to see if the necessary distinctions between the different colors are still apparent.

If the figures will be printed in black and white, do not refer to color in the captions. Color illustrations should be submitted as RGB (8 bits per channel).

## Figure Lettering

- To add lettering, it is best to use Helvetica or Arial (sans serif fonts).
- Keep lettering consistently sized throughout your final-sized artwork, usually about 2–3 mm (8–12 pt).
- Variance of type size within an illustration should be minimal, e.g., do not use 8-pt type on an axis and 20-pt type for the axis label.
- Avoid effects such as shading, outline letters, etc.
- Do not include titles or captions within your illustrations.

## Figure Numbering

All figures are to be numbered using Arabic numerals.

Figures should always be cited in text in consecutive numerical order.

Figure parts should be denoted by lowercase letters (a, b, c, etc.).

If an appendix appears in your article and it contains one or more figures, continue the consecutive numbering of the main text. Do not number the appendix figures, "A1, A2, A3, etc." Figures in online appendices (Electronic Supplementary Material) should, however, be numbered separately.

## Figure Captions

- Each figure should have a concise caption describing accurately what the figure depicts. Include the captions in the text file of the manuscript, not in the figure file.
- Figure captions begin with the term Fig. in bold type, followed by the figure number, also in bold type.
- No punctuation is to be included after the number, nor is any punctuation to be placed at the end of the caption.
- Identify all elements found in the figure in the figure caption; and use boxes, circles, etc., as coordinate points in graphs.
- Identify previously published material by giving the original source in the form of a reference citation at the end of the figure caption.

## Figure Placement and Size

Figures should be submitted separately from the text, if possible.

When preparing your figures, size figures to fit in the column width.

For large-sized journals the figures should be 84 mm (for double-column text areas), or 174 mm (for single-column text areas) wide and not higher than 234 mm.

For small-sized journals, the figures should be 119 mm wide and not higher than 195 mm.

## ANEXO 2 – INSTRUÇÃO PARA AUTORES E NORMAS DE FORMATAÇÃO DA REVISTA BIOTROPICA DISPONÍVEIS ONLINE

### Biotropica Manuscript Template

**General Instructions on using this template:** Using this template and following the guidelines below will help you in assembling your manuscript to meet *Biotropica*'s format and will help us in processing your paper.

**When you are ready to submit, please delete the text on this introductory page.**

Submit the entire manuscript, including figures and tables, as a single Microsoft Word document (\*.doc or \*.docx), or equivalent for Linux. **Do NOT submit papers as pdf files.**

You can submit your paper via: <http://mc.manuscriptcentral.com/bitropica>. Contact the *Biotropica* Office at [office@biotropica.org](mailto:office@biotropica.org) if you have any questions or need assistance.

### MANUSCRIPT FORMAT

1. Use 8.5" x 11" page size (letter size) with a 1" margin on all sides. Align left and do not justify the right margin. Number all pages starting with the title page and include continuous line numbers.
2. Double space throughout the manuscript, including tables, figures and title legends, abstract, and literature cited
3. Use Times New Roman 12-point font throughout except in figures, for which Arial is preferred.
4. Use the abbreviations provided in Section D (below) throughout the text.
5. Assemble manuscripts in this order:
  - a. Title page
  - b. Abstract (s)
  - c. Key words
  - d. Text
  - e. Acknowledgments
  - f. Data availability statement
  - g. Literature cited
  - h. Tables
  - i. Figure legends
  - j. Figures
  - k. Supplementary Information

## A. TITLE PAGE

**Running Heads:** Include two Running Heads two lines below the top of the page. The left running head (LRH) lists the authors and the right running head (RRH) provides a short, descriptive title. The format is as follows:

LRH: Yaz, Pirozki, and Peigh  
(may not exceed 50 characters, three or more authors use Yaz *et al.*)

RRH: Seed Dispersal by Primates  
(use capitals; may not exceed 50 characters or six words)

**Title:** No more than 12 words (usually), flush left, near the middle of the page. Use Bold Type.

Where species names are given in the title, it should be clear to general readers what type(s) of organism(s) are being referred to, either by using Family appellation or common name:

‘Invasion of African savanna woodlands by the Jellyfish tree *Medusagyne oppositifolia*’, **OR**  
‘Invasion of African savanna woodlands by *Medusagyne oppositifolia* (Medusagynaceae)’

Titles that include a **geographic locality** should make sure that this is clear to the general reader:

‘Effect of habitat fragmentation on pollination networks on Flores, Indonesia’, **NOT**  
‘Effect of habitat fragmentation and pollination networks on Flores’.

**Authors:** Below title, include the author(s) name(s), affiliation(s), and unabbreviated complete address(es). Use superscript number(s) following author(s) name(s) to indicate current location(s) if different than above. In multi-authored papers, additional footnote superscripts may be used to indicate the corresponding author and e-mail address. Although geographical place names should use the English spelling in the text (e.g., Zurich, Florence, Brazil), authors may use their preferred spelling when listing their affiliation (e.g., Zürich, Firenze, Brasil).

**Submission and Acceptance Dates:** At the bottom of the title page every article must include: Received\_\_\_\_; revision accepted\_\_\_\_. (*Biotropica* will fill in the dates.)

## B. ABSTRACT PAGE (Page 1)

1. **Abstracts:** Abstracts have maximum of 250 words for papers and reviews and 50 words for Insights. There is no abstract for Commentary papers.
2. The Abstract should include brief statements about the intent or purpose, materials and methods, results, and significance of findings. Do not use abbreviations in the abstract.
3. ***Authors are strongly encouraged to provide a second abstract in the language relevant to the country in which the research was conducted.*** The second abstract will be published in the online versions of the article. This second abstract should follow the first abstract.

## C. KEY WORDS

1. **Key words:** Provide up to eight key words after the abstract, separated by a semi-colon (;). Key words should be in English (with the exception of taxonomic information) and listed alphabetically.
2. Include the location of the study as a key word if it is not already mentioned in the title (see example below). Key words should *not* repeat words used in the title. Avoid words that are too broad or too specific. (e.g., *Key words:* Melastomataceae; *Miconia argentea*; seed dispersal; Panama; tropical wet forest).

## D. TEXT

1. Headings:
  - a. There is no subject heading for the Introduction. Instead, the first line or phrase of Introduction should be SMALL CAPS.
  - b. Main headings are **METHODS**, **RESULTS**, and **DISCUSSION** in bold and capital letters and flush left.
  - c. Indent all but the first paragraph of each section.
  - d. Leave one blank line between main heading and text
  - e. Second level headings should be in SMALL CAPS and flush left. The sentence following the second-level heading should begin with an em-dash and the first word should be capitalized. (e.g., INVENTORY TECHNIQUE.—The ant inventory...).
  - f. Use no more than second level headings.
  - g. Insights submissions do not use any subject headings.
2. When using previously published data in analyses please cite both the data archive(s) and the original manuscript(s) for which they were collected in the text: “We used previously archived data (Bruna et al 2011a,b) in our simulations.”, where a is the data archive and b is the publication. Be sure both citations are included in the literature cited (see below for an example):
3. Do not use footnotes in the main text.
4. Refer to figures as ‘Fig. 1’, and tables as ‘Table 1’. Reference to online Supporting Information is referred to as as ‘Fig. S1’ or ‘Table S1’.

### Units, Abbreviations, and style

1. Abbreviations: yr (singular & plural), mo, wk, d, h, min, sec, diam, km, cm, mm, ha, kg, g, L, g/m<sup>2</sup>
2. For units avoid the use of negative numbers as superscripts, e.g., use /m<sup>2</sup> rather than m<sup>-2</sup>.
3. Write out other abbreviations the first time they are used in the text and abbreviate thereafter: "El Niño Southern Oscillation (ENSO) . . ."
4. Numbers: Write out one to ten unless a measurement or in combination with other numbers: four trees, 6 mm, 35 sites, 7 yr, 10 × 5 m, 7 m, ± SE, 5 bees and 12 wasps).
5. Use a comma as a separator in numbers with **more than** four digits: 1000 vs. 10,000
6. Decimals: 0.13 (leading zero and points, never commas)
7. Temperature: 21°C (no space after the degree symbol)
8. Use dashes to indicate a set location of a given size (e.g., 1-ha plot).
9. Spell out 'percent' except when used in parentheses and for confidence intervals (e.g., "there was a 5 percent increase...", "plants were grown at high light levels (20%)...", 95% CI.)
10. Statistical abbreviations:
  - a. Use italics for *P*, *N*, *t*, *F*, *R*<sup>2</sup>, *r*, *G*, *U*, *N*,  $\chi^2$  (italics, superscripts non-italics)
  - b. Use roman for: df, SD, SE, SEM, CI, two-way ANOVA, ns
11. Dates: 10 December 1997
12. Times: 0930 h, 2130 h
13. Latitude and Longitude: 10°34'21" N, 14°26'12" W
14. Above sea level: asl
15. Regions: SE Asia, UK (no periods), but note that U.S.A. includes periods.
16. Geographical place names should use the English spelling in the text (Zurich, Florence, Brazil), but authors may use their preferred spelling when listing their affiliation (Zürich, Firenze, Brasil).
17. Lists in the text should follow the style: ... : (1)... ; (2)...; and (3)...: "The aims of the study were to: (1) evaluate pollination success in *Medusagyne oppositifolia*; (2) quantify gene flow between populations; and (3) score seed set."

### E. ACKNOWLEDGMENTS

### F. DATA AVAILABILITY STATEMENT

1. A Data Availability Statement follows the Acknowledgements and must have the following format.

**Data Availability:** The data used in this study are archived at the Dryad Digital Repository (<http://dx.doi.org/10.5061/dryad.h6t7g>) and Genbank (accession numbers FJ644654.1- FJ644660.1).

Authors waiting for article acceptance to archive data can insert the DOI or Accession Numbers when submitting the final accepted version. However, the article will not be sent to press for publication until the data availability statement is complete.



**G. LITERATURE CITED** (continue page numbering)

1. We strongly recommend using reference management software such as Zotero or Endnote to simplify building the literature cited and to minimize mistakes.
2. No citation of manuscripts as ‘in prep.’ or ‘submitted’ are acceptable – only cite articles published, ‘in press’, or that have been deposited in pre-print archives (include DOI). Articles or book chapters cited as ‘In press’ must be accepted for publication; please include the journal or publisher.
3. Verify all entries against original sources, especially journal titles, accents, diacritical marks, and spelling in languages other than English.
4. Cite references in alphabetical order by first author's surname. References by a single author precede multi-authored works by the same senior author, regardless of date.
5. List works by the same author chronologically, beginning with the earliest date of publication.
6. Insert a period and space after each initial of an author's name; example: YAZ, A. B., AND B. AZY. 1980.
7. Authors Names should be in SMALL CAPS and every reference should spell out author names.
8. Use journal name abbreviations, which can be looked up here:  
<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nlmcatalog/journals>. If in doubt use the full journal name.
9. Double-space all citations with a hanging indent of 0.5 inch.
10. Leave a space between the volume number and page numbers and do not include issue numbers. 27: 3–12
11. Article in books, use: AZY, B. 1982. Title of book chapter. *In* G. Yaz (Ed.). Book title, pp. 24–36. Springer Verlag, New York, New York.
12. For theses and dissertations use: ‘PhD Dissertation’ and ‘MSc Dissertation’.
13. When using data archives in the paper, cite both the data archive and the original manuscript using the following format:

BRUNA E. M., IZZO T. J., INOUE B. D., URIARTE M., VASCONCELOS H. L. 2011a. Data from: Asymmetric dispersal and colonization success of Amazonian plant-ants queens. Dryad Digital Repository. <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.h6t7g>

BRUNA E. M., IZZO T. J., INOUE B. D., URIARTE M., VASCONCELOS H. L. 2011b.

Asymmetric dispersal and colonization success of Amazonian plant-ants queens. PLoS ONE 6: e22937.

#### H. TABLES (Continue page numbering)

1. Each table must start on a separate page
2. Number tables with Arabic numerals followed by a period. Capitalize 'TABLE' (e.g., TABLE 1, TABLE 2, etc.).
3. Indicate footnotes by lowercase superscript letters
4. Do not use vertical lines in tables.

#### I. FIGURE LEGENDS (Continue page numbering)

1. Type figure legends in paragraph form, starting with 'FIGURE' (uppercase) and number.
2. Do not include symbols (lines, dots, triangles, etc.) in figure legends; either label them in the figure or refer to them by name in the legend.
3. Label multiple plots/images within one figure as A, B, C etc., and please ensure the panels of each plot include these labels and are referred to in the legend (e.g., FIGURE 1. Fitness of *Medusagyne oppositifolia* as indicated by (A) seed set and (B) seed viability', making sure to include the labels in the relevant plot.)

#### J. FIGURES

1. Please consult <http://www.blackwellpublishing.com/bauthor/illustration.asp> for detailed information on submitting electronic artwork. We urge authors to make use of online Supporting Information, particularly for tables and figures that do not have central importance to the manuscript. If the editorial office decides to move tables or figures to SI, a delay in publication of the paper will necessarily result. **We therefore advise authors to identify material for SI on submission of the manuscript.**
2. Maps of field sites are generally included in the Supplementary Information unless they also present the results of analyses.
3. ATBC members can publish graphs and other figures of results in color at no additional charge. Please make sure these figures are accessible using the suggestions at: <http://biotropica.org/make-figures-better/>
4. All figures and photographs are referred to as 'Figures' in the text.
5. If it is not possible to submit figures embedded within the text file, then submission as \*.pdf, \*.tif or \*.eps files is permissible.

6. Native file formats (Excel, DeltaGraph, SigmaPlot, etc.) cannot be used in production. When your manuscript is accepted for publication, for production purposes, authors will be asked upon acceptance of their papers to submit:
  - a. Line artwork (vector graphics) as \*.eps, with a resolution of > 300 dpi at final print size
  - b. Bitmap files (halftones or photographs) as \*.tif or \*.eps, with a resolution of >300 dpi at final size
7. Final figures will be reduced. To ensure all text will be legible when reduced to the appropriate size use large legends and font sizes. We recommend using Arial for labels within figures without bolding text.
8. Do not use negative exponents in figures, including axis labels.
9. Each plot/image grouped in a figure or plate requires a label (*e.g.*, A, B). Use upper case letters on grouped figures, and in text references.

#### K. SUPPORTING INFORMATION

1. SI accompanies the online version of a manuscript and will be fully accessible to everyone with electronic access to *Biotropica*.
2. We ask authors to place maps of field sites and figures and tables that do not have central relevance to the manuscript as online Supporting Information (SI). The SI can also be used for species lists, detailed technical methods, photographs, mathematical equations and models, or additional references from which data for figures or tables have been derived (*e.g.*, in a review paper). All such material must be cited in the text of the printed manuscript.
3. The editor reserves the right to move figures, tables and appendices to SI from the printed text, but will discuss this with the corresponding author in each case. If authors disagree with the Editor's decision, they could ask for such tables and figures to be included in the printed article on the condition that the authors cover the article processing charges resulting from the added length (currently \$100 per article).